Aus den Zoologischen Instituten der Albertus-Universität, Königsberg (Pr)
und der Friedrich-Wilhelms-Universität, Berlin

Bildung und Differenzierung der Keimblätter bei Chrysopa perla (L.)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der Mathemat.-Naturw. Fakultät

der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Von

Eberhard Bock

aus Plauen im Vogtland

Tag der Promotion: 15. November 1939
Tag der mündlichen Prüfung: 2. Februar 1938

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg

Referenten: Prof. Dr. Fr. Seidel

Prof. Dr. W. Ulrich

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderdruck aus
„Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere“, 35. Band, 4. Heft
Verlag von Julius Springer, Berlin

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung 615
I. Biologisches zur Kopulation und Eiablage 617
II. Arbeitsmittel und Arbeitsweise 618
III. Kurze Übersicht über die Abschnitte der embryonalen Entwicklung von *Chrysopa perla* 620
IV. Die Merkmale der Eistruktur und der Frühentwicklung als Merkmale eines determinativen Eitypus 621
V. Die Raumzeitordnung bei der Herausbildung der Körpergrundgestalt . 625
1. Entwicklung der Keimblätter bis zur Ausbildung des Keimstreifs 626
a) Übersicht über den Entwicklungsverlauf durch Beobachtungen am lebenden Keim 626
b) Die Zellformungsvorgänge bei der Bildung des Keimstreifs und ihr raumzeitlicher Ablauf 634
c) Berechnung eines Anlageplanes 640
2. Weiterentwicklung des Keimstreifs zur Körpergrundgestalt 642
a) Unterlagerungsvorgang und Hüllbildung 643
b) Das Stadium der Körpergrundgestalt 647
VI. Die Raumzeitordnung der Organentwicklung 649
1. Überblick über die Veränderungen der Körpergestalt 649
2. Die Anordnung der Organsysteme 650
3. Der raumzeitliche Ablauf der Organsonderung 656
a) Sonderung der Organe in der Rechts-Links-Achse 656
b) Sonderung der Organe in der Vorn-Hinten-Achse 672
4. Die histologische Differenzierung 678
a) Differenzierungen des Entoderms 679
b) Differenzierungen des Mesoderms 682
c) Differenzierungen des Ektoderms 688
5. „Differenzierung und Sonderung" 691
VII. Besprechung der Ergebnisse 695
VIII. Zusammenstellung der wesentlichsten Ergebnisse 699
Schriftenverzeichnis 699
Abkürzungsverfahren 701

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit ist gleichzeitig mit entwicklungsphysiologischen Untersuchungen entstanden, mit denen sie folgendermaßen zusammenhängt:

In den Arbeiten von Seidel und seinen Schülern ist bisher im wesentlichen versucht worden, die Keimanlage der Insekten mit der Organisation ihres Eibaues in Verbindung zu bringen. Dabei wurden ausgezeichnete Strukturen des Insekteneies (Eikern - Furchungszentrum - Bildungszentrum - Differenzierungszentrum) und ihr Wirkungszusammenhang (Reaktionsfolge) aufgedeckt. Diese Ergebnisse betreffen jedoch nur einen Entwicklungsabschnitt, nämlich den, in dem alle Entwicklungsvorgänge auf die Herausbildung der Körpergrundgestalt ausgerichtet sind. Sie konnten bisher nur schwer mit den Tatsachen verglichen werden, die am Amphibienkeim erarbeitet worden sind, weil diese sich vorwiegend auf einen anderen, späteren Entwicklungsabschnitt, nämlich auf die Organdifferenzierung, beziehen. Ich habe deshalb versucht, am Insektenkeim mit morphologischen und physiologischen Methoden ein kausales Verständnis jener Vorgänge anzubahnen, die zur Organdifferenzierung führen. Um allgemeine Vergleichsmöglichkeiten mit den Tatsachen zu schaffen, die von den Wirbeltierkeimen bekannt sind, habe ich zunächst geprüft, ob auch in der Insektenentwicklung irgendwelche Abhängigkeitsbeziehungen zwischen den Keimblättern bei der Organdifferenzierung vorliegen. Als Objekt wählte ich das Ei von *Chrysopa perla*.

Aus diesem Zusammenhang ergeben sich Umfang und Fragestellung der vorliegenden Arbeit. Zur sicheren Beurteilung der experimentell abgeänderten Entwicklung mußte eine sehr genaue Kenntnis der normalen Entwicklung vorausgesetzt werden. Abgesehen von älteren Mitteilungen (Tichomirowa 1890, 1892) war über die Embryonalentwicklung von *Chrysopa perla* nichts bekannt. Deshalb waren eingehende morphologische Untersuchungen notwendig. Diese befaßten sich — der physiologischen Fragestellung entsprechend — vorwiegend mit den Vorgängen der Keimblätterbildung, deren Umordnung durch den Unterlagerungsvorgang und mit ihrer Differenzierung. Die Frühentwicklung wurde nur so weit berücksichtigt, als sie zur Kennzeichnung des Eitypus beitragen konnte.

Die genannten Entwicklungsabschnitte wurden nach verschiedenen Gesichtspunkten untersucht. Einerseits mußten die verschiedenen Entwicklungsabschnitte in Einzelvorgänge aufgelöst und diese bis zu den Formänderungen der Zellen zurückverfolgt werden. Andererseits wurde die Raum- und Zeitordnung herausgestellt, nach der die Zellverformungsvorgänge zusammengeordnet sind. Dabei stellte sich nicht nur eine Differenzierungsordnung in der Längsrichtung des Keimes, sondern auch eine Differenzierungsordnung des Querschnittes heraus.

Die Raumzeitordnung in der Differenzierung der Längsachse eines Insektenkeimes wurde von Seidel (1924) an *Pyrrhocoris* erstmalig aufgewiesen und später von ihm (1929, 1931, 1932, 1934), ferner von Schnetter (1934, 1936), Krause (1934, 1938) und Ewest (1937) an anderen Objekten weiter geklärt. Die räumliche Ordnung in der Längsachse des Insekteneies kommt ganz allgemein darin zum Ausdruck, daß die Orte ausgezeichneter Struktur — Furchungszentrum, Differenzierungszentrum, Bildungszentrum — hintereinander liegen. Die Bewegungsvorgänge, die Reaktionen zwischen ihnen ermöglichen, verlaufen im Sinne der Längsachse. Nach Schnetter stellt das Differenzierungszentrum einen Höhepunkt im Vorn-Hinten-Gefälle der Eisubstanzen dar. In der gleichen Richtung besteht eine Abhängigkeit der Keimteile vom Differenzierungszentrum.

Dagegen ist die Differenzierung des Querschnittes noch nicht eigens untersucht worden. Dafür, daß auch hier eine bestimmte Raumzeitordnung vorliegt, schienen folgende Tatsachen zu sprechen: Erstens werden bei der Unterlagerung des Ektoderms durch das Mesoderm die Zellmassen in mediolateraler Richtung verlagert. Zweitens wächst die Keimanlage, die sich auf der Ventralseite in voller Länge anlegt, im Laufe der Organdifferenzierung nach dorsal in die Breite. Drittens entsteht das ventralste Organsystem, die Ganglienanlage, vor der dorsalsten, der Herzanlage. Aus diesen Gründen wurde eingehend geprüft, was die genannten Hinweise versprachen. Dadurch konnte am Keim von *Chrysopa perla* die strenge Gesetz-

mäßigkeit in der Differenzierung des Querschnittes bei einem Insekt erstmalig bis in alle Einzelheiten nachgewiesen werden. Dieser Umstand berechtigt, die vorliegende Arbeit aus dem Zusammenhang der physiologischen Untersuchungen, deren Grundlage sie ist, herauszulösen, und sie gesondert zu veröffentlichen. Wieweit die gefundenen Gesetzmäßigkeiten verallgemeinert werden dürfen, sei an anderer Stelle erörtert.

In den Jahren, in denen die Arbeit entstand, war mir Herr Prof. Seidel ein wahrer Lehrer und Führer. Ich verdanke ihm viele Anregungen und ständige Förderung. Herrn Prof. Koehler danke ich für die verständnisvolle Art, mit der er meine Untersuchungen unterstützt hat. Meinem Freund und Kameraden Gerhard Krause habe ich für manche Hilfe viel zu danken. Die Reichsförderung ermöglichte mein Studium.

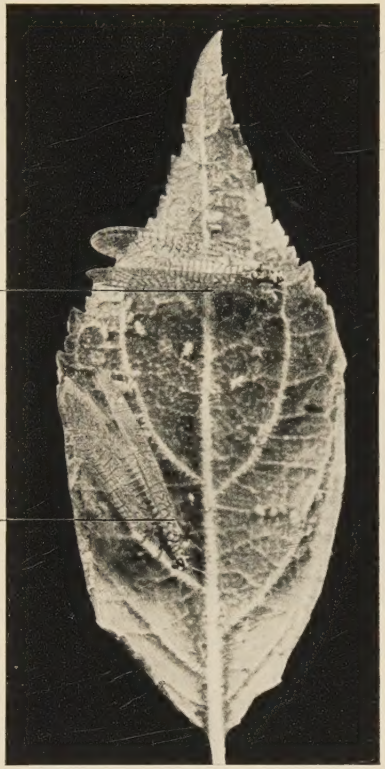


Abb. 1. *Chrysopa perla* ♀ und ♂ auf einem Blatt mit Blattläusen, Vivarium. Phot. 1/1,3. ♀ mit Querbänderung auf der Oberseite des Abdomens.

I. Biologisches zur Kopulation und Eiablage.

Im Frühjahr ist das Neuropteron *Chrysopa perla* sowohl in der Umgebung von Königsberg als auch der von Berlin unter den Chrysopiden die weitaus häufigste Art. Ihre Flugzeit reicht von Mitte Mai bis Ende Juli. Die ersten Tiere, die man etwa Mitte Mai antrifft, sind ♂♂, die letzten fast nur ♀♀. Man findet sie besonders zahlreich an feuchten und sonnenreichen Stellen im Wald, wo Brennesseln und blütenreiche Stauden das Buschwerk zu einem undurchdringlichen Gestrüpp verdichten.

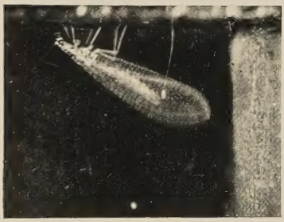
In der Hauptflugzeit sind beide *Geschlechter* etwa gleich häufig. Sie lassen sich auf den ersten Blick leicht unterscheiden (vgl. Abb. 1). Sie sind fast gleich von Gestalt, aber deutlich verschieden gezeichnet. Die schwarze Querbänderung der Abdomensegmente ist beim ♂ auf die Bauchseite des Abdomens beschränkt, beim ♀ umfaßt sie sowohl Ober- wie Unterseite. Das laichreife ♀ fällt durch angeschwollenen Hinterleib und schwerfälligen Flug auf.

Vielfach, besonders zu Beginn der Flugzeit trifft man die zahlreichen ♂♂ auf ganz bestimmten Büschen (besonders Eichen) an, so daß man den Eindruck bekommt, als ob sie sich dort versammelt hätten. Die Umgebung dieser Orte ist merklich mit dem Duft ihrer Stinkdrüsen geschwängert. Wahrscheinlich findet die *Kopulation* vorzugsweise an diesen Stellen statt. Ich habe sie an freilebenden Tieren nie, an gefangenen Tieren nur selten beobachtet. Der Kopulation geht eine Werbung des ♂ voraus. Dabei läuft das ♂ in der Nähe des ♀ besonders hastig umher und verrät seine Erregung durch lebhaftes Spielen mit den Fühlern und eigentümliches Auf- und Abbewegen des Hinterleibes. Unter diesem Gebaren sucht es sich dem ♀

seitlich so zu nähern, daß bei gleichsinniger Stellung der Tiere ihre Abdomenenden unmittelbar nebeneinander zu liegen kommen. Die Vereinigung wird dann plötzlich von beiden Tieren mit einem ruckartigen seitlichen Zusammenschnellen der Hinterleibsenden vollzogen. Die Tiere bleiben etwa 5—35 Min. zusammen.

Alle gefangenen laichreifen ♀♀ waren stets befruchtet. In den Fällen beobachteter Kopulation verging meist mehr als 1 Woche, bis das ♀ mit der *Eiablage* begann. Die Eier werden nach und nach im Verlauf mehrerer Wochen abgelegt. Die Eiablage ist weder an bestimmte Orte noch an bestimmte Zeiten gebunden. Das legebereite ♀ läuft etwas lebhafter umher als sonst, bleibt plötzlich stehen, krümmt den Hinterleib ventralwärts und betupft mehrmals schnell hintereinander die Unterlage, auf der es steht, bis ein klebriges Sekret austritt und auf der Unterlage haften bleibt (Abb. 2a); dann wird dieser Sekrettropfen unter Anheben und langsamem, gleichmäßigem Strecken des Abdomens zu einem dünnen Faden ausgezogen, an dessen äußerem Ende sich das nun austretende Ei anheftet. In dieser Stellung, wie sie Abb. 2b zeigt, verharrt das ♀ einige Sekunden regungslos, bis der gespannte Faden zu einem elastischen Stiel erstarrt ist. Schließlich läuft das ♀ weiter, um gewöhnlich kurz hinterher ein weiteres Ei abzulegen. Gefangene ♀♀ sind anscheinend genau so legetüchtig wie freilebende.

a



b

Abb. 2a und b. *Chrysopa perla* ♀ bei der Eiablage. Das Tier sitzt unter dem Glasdach des Käfigs. Phot. 1/1. a Der Sekrettropfen wird angeheftet und b durch Strecken des Abdomens zu einem fadenförmigen Stiel ausgezogen, an dessen Ende das Ei sitzt.

II. Arbeitsmittel und Arbeitsweise.

Haltung der Tiere. Bei der Häufigkeit der Tiere bereitet es keine Schwierigkeit, jederzeit eine genügend große Anzahl legereifer ♀♀ zu fangen. Andererseits sind die Tiere so zart und empfindlich, daß es nicht leicht ist, ihnen geeignete Lebensbedingungen zu bieten. In trockener Stubenluft werden ihre Flügel spröde und brüchig, Fühler und Beine brechen nach und nach ab, und die Tiere gehen langsam zugrunde. Gegen Nässe, wie sie in feuchten Kammern entsteht, sind sie äußerst empfindlich, ihre Flügel verkleben und sie sind dann so unbeholfen, daß sie in jedem Flüssigkeitstropfen ertrinken können. Sie fressen Blattläuse aller Art und können davon in kurzer Zeit größere Mengen vertilgen. Ebenso gern nehmen sie Früchte an. Sie können viele Tage ohne Nahrung leben, vorausgesetzt, daß sie genug zu trinken haben. Die Beschränkung ihrer Flug- und Bewegungsfähigkeit beeinträchtigt ihre Lebenskraft nicht, wenn nur die anderen Bedingungen ausreichend erfüllt sind. Dann können sie auch Wärme und Sonne ohne Schaden entbehren, obwohl beides für ihr Wohlbefinden erforderlich ist.

Am besten lassen sich alle diese Bedingungen erfüllen in einem Käfig aus Tüll, der in eine feuchte Kammer gestellt ist. Zur Nahrung werden Pflanzenteile, die von Blattläusen befallen sind, in den Käfig gelegt. Als Tränke dienen schmale Streifen von Fließpapier, die an den Käfigwänden gespannt sind und deren Feuchtigkeit sich aus dem Wassergefäß der feuchten Kammer ständig erneuert.

Wenn diese Art der Haltung auch die Möglichkeit bietet, eine größere Zahl von Tieren ständig und ohne besondere Mühe 2—3 Wochen lang in der Gefangenschaft am Leben zu erhalten, so genügt sie dem Hauptzweck der Tierhaltung, nämlich der einwandfreien und mühelosen Gewinnung zeitbestimmter Eier noch nicht. Dieser

Zweck stellt bestimmte Bedingungen, die mit den Erfordernissen einer geeigneten Tierhaltung nur schwer vereinbar sind. Danach müssen die Tiere in größerer Anzahl, aber einzeln, in Käfigen untergebracht werden, die möglichst klein und übersichtlich sind, so daß kein abgelegtes Ei übersehen werden kann. Von großem Vorteil schien es, wenn der Ort der Eiablage auf einen bestimmten Teil des Käfigs beschränkt werden konnte. Dies wurde dadurch erreicht, daß die Käfige dunkel gehalten wurden und nur durch einen Glasdeckel von oben Licht erhielten, so daß die Tiere, die dem Licht zustreben, nur auf der Glasscheibe herumliefen und auch ihre Eier dort ablegten. Die Ausmaße der Scheiben (40 × 76 mm) waren so gewählt, daß sie einerseits eine handliche Form hatten und eine größere Anzahl nebeneinander gebauter Käfige mit einem Blick übersehen werden konnte, den Tieren andererseits aber genügend Bewegungsfreiheit geboten war. Die Scheiben konnten mit einem Griff leicht abgenommen und gegen neue ausgewechselt werden.

Sobald zeitbestimmte Eier gebraucht wurden, setzte ich eine Anzahl ♀♀, nachdem ich sie ausreichend gefüttert hatte, für längere Zeit in die Käfige. Alle 20 Min. wurde die *Eiablage* kontrolliert, und zwar jeweils z. B. um 10^{10}, 10^{30} und 10^{50} Uhr. Als Zeitpunkt der Ablage wurde die mittlere Zeit zwischen 2 Kontrollen protokolliert, also 10^{00}, 10^{20}, 10^{40} Uhr, so daß der Fehler der Zeitangabe max. ± 10 Min. betrug. Dieser Fehler ist bei einer Gesamtentwicklungsdauer von etwa 6 Tagen unbedeutend. Die Eiablage wurde nach einem bestimmten Schema protokolliert, in dem die Nummer des Käfigs bzw. des betreffenden ♀, Zeit der Eiablage und die Zahl der abgelegten Eier berücksichtigt waren. Nach jeder Kontrolle wurden die mit Eiern besetzten Glasdeckel mit den Nummern der entsprechenden Protokolle versehen und der Reihenfolge ihrer Nummern nach in einem passenden Rost senkrecht aufgestellt. Dieser Rost kam in eine feuchte Kammer in den Thermostaten, so daß alle Eier bis zu ihrer weiteren Verwendung unter gleichmäßigen Bedingungen, nämlich bei einer Feuchtigkeit von 90—93% und einer Temperatur von 21 ± 1° C aufgezogen wurden.

Die Tiere hielten sich in den Laichkäfigen nicht lange und mußten nach mindestens einem Tag durch neue ersetzt werden. Eine ideale Lösung, die sowohl einer praktischen Laichkontrolle wie den Erfordernissen einer zweckmäßigen Tierhaltung gerecht wird, ist geplant, konnte jedoch bisher noch nicht verwirklicht werden.

Beobachtung des lebenden Eies. Alle wichtigen Beobachtungen wurden grundsätzlich, soweit irgend möglich, am lebenden Ei unter dem Binokular, meist bei einer 75fachen Vergrößerung, vorgenommen. Dabei wurde das Ei durch den konzentrierten Lichtstrahl einer Monla-Lampe, der das Objekt streifte, ohne ins Objektiv zu fallen, im Dunkelfeld zum „Selbstleuchten" gebracht. Störende Reflexe konnten durch geeignete Lenkung des Strahles vermieden werden. Bei genügender Lichtintensität wurden dadurch die feinsten Strukturen des lebenden Eies sichtbar, und zwar in um so größerer Deutlichkeit, je vollkommener das Dunkelfeld war. Andererseits erforderte das Messen der Eier einen helleren Untergrund, gegen den sich die Skala des Okularmikrometers abhob. Eine auf dem Objekttisch verschiebbare Blende ermöglichte, dem Untergrund jeden gewünschten Grad von Helligkeit zu geben. Alle Längenangaben sind vom Hinterpol aus mit dem Okularmikrometer am lebenden Ei gemessen und in Prozent der Eilänge umgerechnet.

Alle *Photographien* sind stets an lebenden Keimen gemacht worden. Bei der Aufnahme wurde das gleiche Verfahren der Beleuchtung, wie es oben beschrieben ist, unter Zuhilfenahme einer bedeutend stärkeren Lampe verwendet. — Im Laufe der Entwicklung trübt sich das Chorion, so daß es immer schwerer wird, kontrastreiche Bilder zu erhalten. Diese Trübung entsteht durch feine Runzeln, die sich auf der Oberfläche des Chorions bilden. Sie kann aufgehoben werden, wenn diese feinen Unebenheiten durch einen durchsichtigen Stoff hoher Lichtbrechung ausgeglichen werden. Im allgemeinen genügt schon eine Benetzung des Chorions mit Wasser.

Besonders deutlich und in überraschender Klarheit und Schärfe treten alle Einzelheiten des Keimes hervor, wenn man das ganze Ei mit einer hauchdünnen Schicht von Kanadabalsam überzieht. Das Ei wird zu diesem Zwecke in eine Lösung von Kanadabalsam in Xylol 1 : 8 getaucht. Das Xylol verdunstet sofort, und eine gleichmäßige Balsamschicht, durch die man gleichsam wie durch ein Glasfenster in das Innere des Keims hineinschauen kann, umhüllt das ganze Ei. Derartige „balsamierte" Keime entwickeln sich oft noch einige Stunden weiter, sterben aber mehr oder weniger früh ab, ohne daß allerdings die sichtbaren Strukturen innerhalb der nächsten 24 Stunden auch nur die geringste merkliche Veränderung erleiden. Weil es die Sicherheit der Beobachtung erhöht, wurde dies Verfahren überall da angewendet, wo es sich darum handelte, schwer erkennbare Feinheiten der Struktur (Kerne, Plasmanetz, Zellform) zu beobachten oder photographisch darzustellen. Die betreffenden Aufnahmen sind durch das Zeichen B gegenüber denen gekennzeichnet, die an unbalsamierten Eiern hergestellt wurden (vgl. Abb. 3c und 4b).

Mikroskopische Technik. Als Fixierungsmittel bewährte sich das Gemisch nach Petrunkewitsch (200 ccm abs. Alkohol, 300 ccm Aqua dest., 90 ccm Eisessig, 10 ccm Salpetersäure und Sublimat bis zur Sättigung) am besten, obwohl es nicht in allen Fällen zu befriedigenden Ergebnissen führte. Die verschiedenen Komponenten des Gemisches durchdringen die Eihüllen verschieden schnell. Die Fixierung ist nach etwa 12 Stunden beendet. Furchungs- und Blastodermstadien quellen bei dieser Fixierung sehr stark, so daß zur Vermeidung von Zerreißungen der Überdruck durch Anstich des Chorions zum Ausgleich gebracht werden muß. Dabei wurde der Eistiel mit einer Pinzette gefaßt und das Chorion am Vorderpol nahe der Mikropyle mit einer Platinnadel geöffnet. Bei mehr als 24 Stunden alten Keimen war dieser Eingriff vor der Fixierung unnötig, jedoch mußte er in allen Fällen vor der Entwässerung in entsprechender Weise nachgeholt werden, um ein Zerknittern der Dotterhaut zu vermeiden. Nach vollkommener Entwässerung in Methyl-Benzoat-Celloidin (3 Stufen) und Einbettung in Paraffin bereitete die Herstellung lückenloser Schnittserien keine besonderen Schwierigkeiten. Eine Schnittdicke von 6 μ reichte für alle Untersuchungen aus. Bei Larven und ausdifferenzierten Embryonen war eine Schnittdicke von 8 μ vorteilhafter. Durch Färbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhein konnten sowohl alle Einzelheiten der Eistruktur als auch sämtliche Gewebe mit großer Klarheit dargestellt werden. Als Gegenfärbung wurde Benzollichtbordeaux bzw. Säurefuchsin verwendet. Ältere, fast ausdifferenzierte Gewebe (Keime älter als 90 Stunden) färbten sich besser in Delafield-Hämatoxylin. Alle histologischen Untersuchungen wurden mit Immersion ausgeführt.

III. Kurze Übersicht über die Abschnitte der embryonalen Entwicklung von *Chrysopa perla.*

Bei der Beobachtung der Gestaltumwandlungen des *Chrysopa*-Keimes treten einige besonders eindrucksvolle Bilder hervor. Ein erstes ist durch das *Erscheinen des Richtungskörpers* gekennzeichnet (Abb. 3a), ein zweites wird durch die *Furchungskerne* bestimmt, die, aus dem Inneren des Keimes auftauchend, dessen Oberfläche bevölkern (Abb. 4b). Ein weiteres Bild zeigt die *Herausdifferenzierung der Segmente und Keimblätter aus dem Blastoderm* (Abb. 3c), ein viertes die *Körpergrundgestalt*, in der alle Körperabschnitte in ihrer allgemeinsten Form ausgebildet sind (Abb. 3d). Der pigmentierte, mit Extremitäten, Augenanlagen, Stigmen und Enddarm versehene *Keimstreif* ist besonders einprägsam (Abb. 3e). Als letztes

Bild schließt die in den Eihüllen sich bewegende *schlüpfreife Larve* die Gestaltenfolge der embryonalen Entwicklung ab (Abb. 3f).

Jedes dieser Stadien kennzeichnet Anfang und Ende bestimmter Entwicklungsabschnitte, „in die sich gleichsinniges Formbildungsgeschehen zusammenfassen läßt" (Schnetter 1935, p. 123). Auf dem ersten Bild wird der Entwicklungsabschnitt der *Furchung* eingeleitet, während das folgende dessen Beendung anzeigt und in einen zweiten Abschnitt, den der *Blastodermbildung*, überführt. Die Differenzierung des Blastoderms leitet einen Entwicklungsabschnitt ein, in dem die *Körpergrundgestalt* herausgebildet und durch Vollendung der Segmentierung von einer abdominalen Segmentbildungszone aus, ferner durch Hüllbildung und Coelomformung vollendet wird. Von der Körpergrundgestalt nimmt die *Sonderung und Differenzierung* ihren Ausgang. Mit der Entwicklung des auf Abb. 3e dargestellten Keimstreifs ist der Entwicklungsabschnitt der Organsonderung, mit der Bewegungs- und Handlungsfähigkeit der schlüpfreifen Larve der Abschnitt der histologischen Differenzierung vollendet.

Die drei ersten Entwicklungsabschnitte erfüllen einen Zeitraum, in dem alle Entwicklungsvorgänge auf die Herausbildung der Körpergrundgestalt ausgerichtet sind. Die Entwicklungsvorgänge der beiden letzten Abschnitte, Sonderung und Differenzierung, führen zum Aufbau funktionsfähiger Organe. Das Stadium der Körpergrundgestalt steht auf der Grenze zweier übergeordneter Entwicklungszeiträume, von deren Formbildungsgeschehen es das Ergebnis bzw. der Anfang ist.

Die Keimblätter werden durch Differenzierung des Blastoderms gebildet. Mit der Unterlagerung des Mesentoderms unter das Ektoderm treten sie in neue morphologische Beziehungen, auf deren Grundlage die Organbildung erfolgt. — Es ist die Aufgabe der vorliegenden Untersuchungen, diese Beziehungen zwischen den Keimblättern im Verlauf ihrer Entwicklung zu verfolgen und in den Rahmen einer allgemeinen Raumzeitordnung zu stellen. Das Schwergewicht der Untersuchungen wird also auf denjenigen Entwicklungsabschnitten liegen, in denen die Körpergrundgestalt sich entwickelt und die Organe ausgebildet werden. Die Frühentwicklung — Furchung und Blastoderm — soll nur so weit berücksichtigt werden, als sie Anhaltspunkte für eine Kennzeichnung des Eitypus zu geben vermag.

IV. Die Merkmale der Eistrukturen und der Frühentwicklung als Kennzeichen eines determinativen Eitypus.

Das Ei von *Chrysopa perla* ist etwa 1 mm lang und nicht ganz halb so breit. Es hat eine regelmäßig ovale *Form*, die am Vorderpol etwas abgeplattet und am Hinterpol mehr zugespitzt ist. Der Vorderpol trägt einen Mikropylenaufsatz. Am Hinterpol sitzt der Eistiel an. Der Inhalt des Eies wird von einem *Chorion* umgeben, das im wesentlichen aus zwei Schichten besteht. Die innere Schicht, die Dotterhaut, ist am frisch

abgelegten Ei sehr dünn und wird im Verlauf der Entwicklung zunehmend verstärkt. Die äußere, das Exochorion, ist auf der Außenfläche von einem Leistenwerk besetzt, das sechseckige Waben bildet.

Das Innere des frisch abgelegten Eies ist von Dotter, Fettropfen und Plasma erfüllt. Der *Dotter* ist massig und undurchsichtig, so daß man am

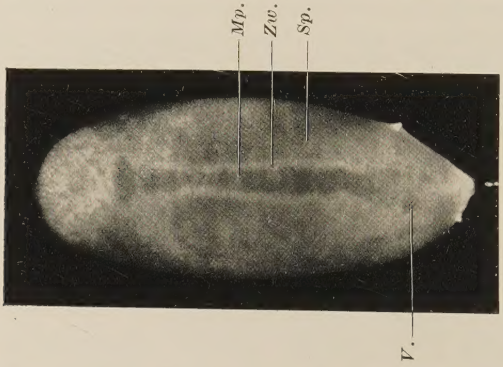


Abb. 3 c.

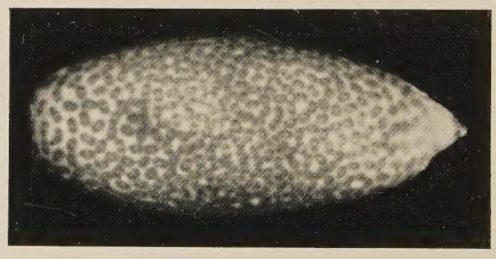


Abb. 3 b.

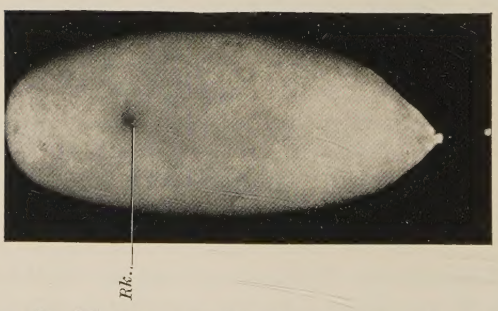


Abb. 3 a.

lebenden Ei nur die Vorgänge wahrnehmen kann, die sich an der Oberfläche des Eies abspielen. Er ist dunkelgrün gefärbt und verleiht im durchfallenden Licht allen anderen Strukturen einen leuchtend grünen Grundton; er ist in zahlreiche kugelige Schollen aufgeteilt, die im vorderen Drittel des Eies etwas dichter zu liegen scheinen und an Größe von der Mitte des Eies zu dessen Oberfläche hin abnehmen. Zwischen den Dotterschollen liegen kleine *Fettkugeln*, im Zentrum des Eies nur in

geringer, an seiner Peripherie in größerer Anzahl verteilt. Dotterschollen und Fettkugeln werden von einem grobmaschigen Netz feiner *Plasma-*

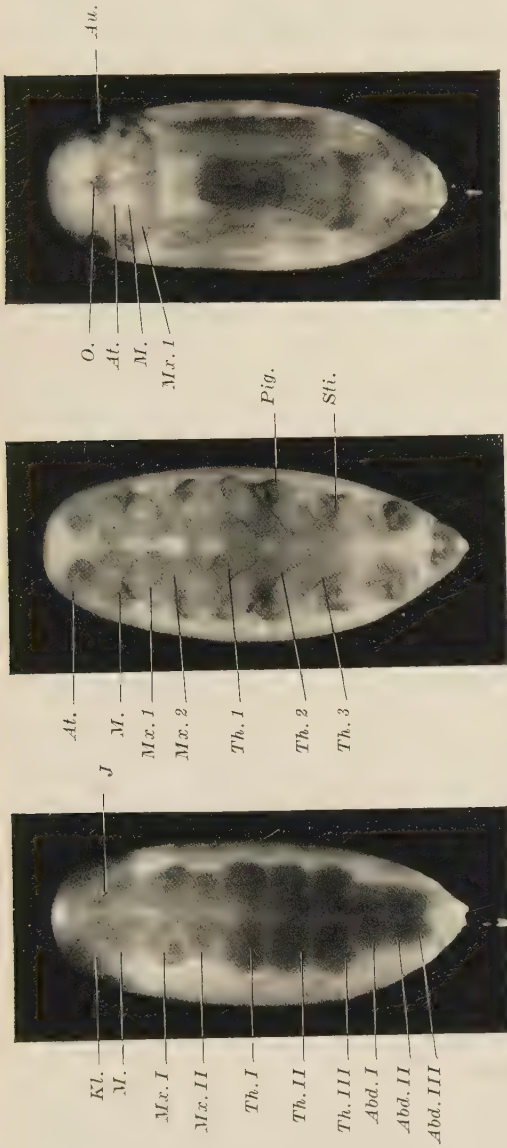


Abb. 3 f.

Abb. 3 e.

Abb. 3 d.

Abb. 3a—f. Entwicklungsstadien, die bestimmte Abschnitte der Entwicklung einleiten und abschließen. Phot. lebender Keime. 1/58. a. Ei, ½ Stunde nach der Ablage, von dorsal (*B.*). b 8 Stunden nach Eiablage, von dorsal. Einwandern der Furchungskerne ins Blastem. Plasmahöfe dunkel. Kerne als helle Flecke im Plasmahof. Synchronie der Teilungsphasen. Kerndichte in Mitte des Eies größer als an den Polen. Richtungsfleck noch deutlich erkennbar. c 18 Stunden 30 Min. nach Eiablage, von ventral. Keimanlage, Keimblätterbildung und Segmentierung. Mittelplatte durch Zwischenstreifen von den Seitenplatten abgegrenzt. Verschmälerung der Mittelplatte in Differenzierungszentrum. Differenzierung bis zum Abdomen fortgeschritten. Dunkel: Dicke Zellschichten mit hohen und verschränkten Zellen; hell: dünne Zellschichten mit weniger hohen Zellen. Kerne der Zellen in beiden Bereichen als dunkle Punkte erkennbar. In der Nähe des Hinterpols Vitellophagen (*B.*). d 30 Stunden nach der Eiablage. Körpergrundgestalt, von ventral. Alle Körperabschnitte im Längsschnitt und im Querschnitt in endgültigen Proportionen angelegt. In jedem Segment entspricht der äußeren Gliederung des Ektoderms eine gleichförmige innere des unteren Blattes, die von außen nicht sichtbar ist. Die Coelome würden unter den Extremitätenanlagen liegen. Abdomen auf der Dorsalseite (*B.*). e 60 Stunden nach Eiablage, von ventral. Stad. der vollendeten Organsonderung im Thorax. Breitenwachstum. Anlagen der Körperseiten, unterschiedliche Formung der Extremitäten, Stigmen, intersegmentale, rotbraune Pigmentstreifen deutlich erkennbar. Im Inneren alle Organanlagen und Gewebe gesondert (*B.*). f 138 Stunden nach Eiablage, von ventral, Stad. der vollendeten Ausdifferenzierung. Abdomen auf die Ventralseite geschlagen und gestreckt. Darüber liegen die Extremitäten, durchsichtig und im einzelnen schwer zu erkennen. Am Kopf sind Kopfkapsel. Augen, Oberlippe und die Basis der *At.*, *M.* und *Mx*$_1$ zu unterscheiden. Der Embryo ist bewegungsfähig und steht kurz vor dem Schlüpfen.

fäden umsponnen, das sich zum Rande hin verdichtet und in eine Plasmahaut überleitet, die das ganze System umhüllt. Am eben abgelegten Ei ist die Plasmahaut außerordentlich dünn, am Vorderpol etwas verstärkt, sonst aber anscheinend allenthalben vollkommen gleichmäßig.

Ungefähr bei 80% der Eilänge liegt der Eikern, umgeben von einem Plasmahof, der mit dem Retikulum allseitig verbunden ist, meist in der Nähe der Eioberfläche. Von den plasmatischen Strukturen ist nur das Plasmanetz, soweit es unmittelbar an der Oberfläche liegt, auch am lebenden Ei — allerdings nur sehr schwer — zu sehen. Das Plasma ist gelblich gefärbt, scheint aber im durchfallenden Licht grün zu sein.

Unmittelbar nach der Eiablage wird die embryonale Entwicklung durch das Vordringen des Spermas ausgelöst. Das Plasma hebt sich unter der Mikropyle unter Bildung eines Befruchtungshügels vom Vorderpol ab. Der Eikern wandert zur Oberfläche, um dort die *Reifeteilungen* zu vollziehen. Als eine Verdichtung des Netzplasmas und der Plasmahaut erscheint der *Richtungsfleck* auf der präsumptiven Dorsalseite bei 65—75% der Eilänge. Dort beginnt etwa 10 Min. nach der Eiablage die erste Reifeteilung. An der gleichen Stelle sammelt sich immer mehr Plasma an, so daß der Richtungskörper ebenso tief ins Innere reicht, wie er an der Oberfläche breit ist. Das Erscheinen des Richtungsfleckes ist mit der Bildung eines dunklen Plasmafeldes verbunden, das sich als verschwommener Schatten auf der Dorsalseite des Eies vom Richtungsfleck bis in die Nähe des Hinterpoles hinzieht. Dieses Feld entsteht wenige Minuten nach der Eiablage, also vor den Reifeteilungen. Seine Bedeutung ist unklar. Es deutet auf hohen Plasmagehalt des Eies. Während der ganzen Furchung bleibt dieses Feld auf der Oberfläche sichtbar. Der Richtungsfleck ist noch in späten Blastodermstadien deutlich zu erkennen.

Nach der Verschmelzung der Vorkerne leitet der erste Teilungsschritt den Abschnitt der *Furchung* ein, der *durch synchrone Kernvermehrung und sichtbare Plasmadifferenzierung gekennzeichnet* ist: Während die Furchungskerne noch zu einer Kernschar im vorderen Eidrittel vereint sind, verstärkt sich das Keimhautblastem und differenziert sich dabei in bestimmter Richtung, so daß es in der Höhe des größten Eiquerschnittes und auf der dem Richtungsfleck entgegengesetzten Ventralseite am stärksten ausgeprägt ist. Bei der Differenzierung nimmt es einen Teil des peripheren Netzmantels in sich auf und grenzt sich dadurch zugleich gegenüber dem inneren Plasmanetz deutlicher ab. Es besteht aus einer fein granulierten hellen Grundsubstanz, die sich mit Eisenhämatoxylin nicht färbt, sondern die Tönung der Gegenfarbe annimmt. Das Netzplasma dagegen färbt sich mit Eisenhämatoxylin tief schwarz. Es enthält in den Plasmafäden, besonders an den Verzweigungsstellen zahlreiche, zum Teil sehr grobe schwarze Körnchen, die in der helleren Grundsubstanz des Blastems nicht in dieser Menge vorkommen.

Auf Grund einer der Blastemdifferenzierung entsprechend spezialisierten Furchung erreichen die Furchungskerne im 10. Teilungsschritt die Eioberfläche, zuerst *in der Mitte des Eies* und dort meist *auf der Ventralseite*. Entsprechend *ist die Kerndichte* an diesen Stellen *am größten* (vgl. Abb. 3b). Vor der Ausbildung der inneren Zellgrenzen nehmen die

Zellen des Blastoderms einen restlichen Teil des Netzplasmas in sich auf. Jedoch ist das *sekundäre Keimhautblastem* sehr *wenig ausgeprägt*. Die Synchronie der Kernteilungen erhält sich bei zunehmender Heterochronie der Phasen bis zur Bildung der Zellgrenzen und wird ganz allmählich von einer vollkommenen Heterochronie der Zellteilungen abgelöst. Diese führen zur *Ausbildung eines gleichmäßigen Blastoderms*, in dem Unterschiede zwischen Dorsalseite und Ventralseite im Hinblick auf Zellgröße und Zelldichte nur sehr schwer nachweisbar sind. Nur einige Zellen am Hinterpol sind im gleichförmigen Blastoderm als *Polzellen* gegenüber den anderen Zellen ausgezeichnet. Nach einer Entwicklungszeit von 16 Stunden scheinen jegliche Zellteilungen aufzuhören. Das Blastoderm tritt in eine Ruhepause ein. 2 Stunden später werden die ersten Anzeichen der Differenzierungen sichtbar, die zur Bildung der Körpergrundgestalt führen.

Der Plasmagehalt des Eies, die Ausbildung des Keimhautblastems, dessen frühzeitige Differenzierung und die damit verbundene spezialisierte Furchung kennzeichnen das Ei von Chrysopa perla als strukturell determinativen Eitypus. Die Merkmale der späteren Entwicklung: gleichmäßiges Blastoderm, Organentwicklung auf der Grundlage allgemeiner Differenzierungen, Metamerie der Organe, geben Anlaß, Chrysopa in die von Seidel nach Struktur- und Entwicklungsmerkmalen der Eier aufgestellte Reihe der Insektenordnungen *nicht an das Extrem, sondern mehr in die Mitte vor die Hymenopteren, etwa in die Nähe der Coleopteren zu stellen.* Ebenso wie die Eier der Käfer, ist auch das *Chrysopa*-Ei durch hohen Plasmagehalt neben dem reichen Dotter ausgezeichnet. Die Embryonen der Käfer und Hymenopteren bleiben im Verlauf der Entwicklung auf der Oberfläche des Dotters liegen; von *Chrysopa* gilt das gleiche. Gegenüber den Eiern der Hymenopteren ist das *Chrysopa*-Ei dadurch unterschieden, daß sein Dottergehalt größer und das strukturelle Differenzierungszentrum weniger auffällig ausgeprägt ist. Während im Bienenei das Abdomen in seiner ganzen Länge angelegt ist, werden die 6 letzten abdominalen Segmente von *Chrysopa*, ähnlich wie bei vielen Käfern, aus einer abdominalen Segmentbildungszone gesondert. Gegenüber dem Ei von *Tenebrio* unterscheidet sich das *Chrysopa*-Ei durch Ausbildung einer längeren Keimanlage und dadurch, daß das Differenzierungszentrum nicht verlagert wird.

V. Die Raumzeitordnung bei der Herausbildung der Körpergrundgestalt.

Nach einer Entwicklungszeit von etwa 18 Stunden beginnen die morphologischen Vorgänge, die die Herausbildung der Körpergrundgestalt einleiten, allmählich sichtbar zu werden. Sie führen zunächst zu einer allgemeinen Aufgliederung des Blastoderms in Körperabschnitte, Keimblätter und Organbereiche. Das Ergebnis dieser Entwicklung ist die Keimanlage, in der die Keimblätter nebeneinander liegen. Die Einsenkung der

Mittelplatte führt zur Ausbildung eines zweischichtigen Keimstreifs. Mit der Ausbreitung des unteren Blattes unter dem Ektoderm treten die Keimblätter in eine neue morphologische Beziehung: sie liegen übereinander, gliedern sich und ordnen dadurch den Keimstreif innen und außen in der Rechts-Links-Achse. Diese Aufgliederung führt im Ektoderm unmittelbar zur Organbildung, im unteren Blatt dagegen zunächst zu allgemeinen Formbildungen, den Coelomen, auf deren Grundlage dann erst die mesodermale Organbildung erfolgt. Mit vollendeter Segmentierung und Formung der Coelome hat der Keimstreif die Grundgestalt des späteren Insektenkörpers ausgebildet.

Der Entwicklungsverlauf zur Körpergrundgestalt steht unter dem Gesetz einer Raumzeitordnung. In einem ersten Abschnitt soll geschildert werden, wie diese Ordnung bei der Keimblätterbildung und Segmentierung sichtbar wird, in einem zweiten, in welcher Weise sie beim Unterlagerungsvorgang, der in die Coelombildung überleitet, hervortritt.

1. Entwicklung der Keimblätter bis zur Ausbildung des Keimstreifs.

Eine unmittelbare Anschauung von der raumzeitlichen Ordnung der Entwicklungsabläufe, die zur Körpergrundgestalt führen, ließ sich nur durch unausgesetzte Beobachtung des lebenden Keimes während der Keimblattsonderung und Segmentierung gewinnen. Dadurch wurde eine Übersicht erreicht, die es ermöglichte, durch histologische Untersuchungen die Zellformungsvorgänge aufzudecken, welche dem beobachteten Gestaltwandel zugrunde liegen. Solche Untersuchungen führten zu Ergebnissen, die zur Berechnung eines Anlageplanes verwendet werden konnten.

a) Übersicht über den Entwicklungsverlauf durch Beobachtungen am lebenden Keim. Mit unübertrefflicher Deutlichkeit läßt sich die Differenzierung des Blastoderms am lebenden *Chrysopa*-Ei in ihrem gesamten Ablauf verfolgen. Im *Stadium des gleichförmigen Blastoderms* ist das Ei allseitig völlig gleichmäßig grün getönt. Jede einzelne Zelle ist an ihrem Kern kenntlich, der als kleiner, runder, dunklerer Fleck erscheint. Die Kerne sind alle gleich groß und gleichmäßig dicht verteilt.

Die Differenzierung des Zellverbandes wird nun in zweierlei Weise *sichtbar*, erstens durch Veränderungen in der Tönung des Blastoderms, zweitens durch Änderungen in der Sichtbarkeit der Kerne. *Veränderungen in der Tönung* zeigen sich darin, daß einzelne Stellen heller, andere dagegen dunkler werden. Hellere Tönungen treten an solchen Stellen auf, an denen der Zellverband dünner wird oder da, wo er sich vom Chorion abhebt; dunklere Tönungen entstehen an solchen Stellen, an denen der Zellverband dicker wird und wo die Zellen sich dichter zusammendrängen. *Änderungen in der Sichtbarkeit der Kerne* können in zweierlei Sinne erfolgen: Die Kerne werden um so deutlicher, je flacher, d. h. je größer sie im Umriß werden und ferner, je näher sie der Oberfläche liegen, d. h. je flacher die Zellen sind, denen sie angehörigen. Umgekehrt werden die Kerne um

so undeutlicher, je höher die Zellen sind und je enger sie liegen. Die Veränderungen in der Tönung des Blastoderms während dessen Differenzierung sind sehr auffällig und kommen auch auf den Aufnahmen der Abb. 4a—c gut zum Ausdruck. Dagegen sind die Kerne selbst schwer wahrnehmbar und alle Veränderungen an ihnen nur nach langdauernder Übung festzustellen. Die Veränderungen an den Kernen sollen deshalb im folgenden unberücksichtigt bleiben.

Die allerersten Differenzierungen des Blastoderms treten folgendermaßen in Erscheinung: das Ei wird um den Vorderpol herum heller, auf der Ventralseite, die dem Richtungsfleck entgegengesetzt ist, dunkler. An den dunkleren Stellen bilden sich im vorderen Eidrittel jederseits verschwommene Schatten heraus, die sich allmählich zu den Anlagen der *Kopflappen* verdichten.

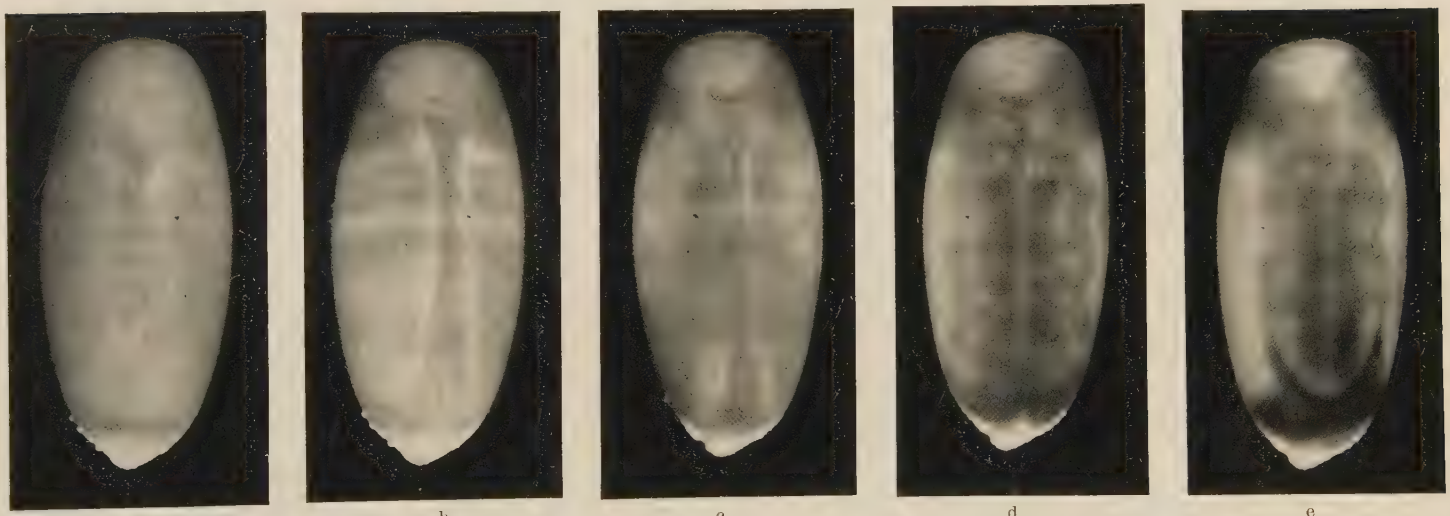
Die ersten Segmente werden erst sichtbar, wenn die Kopflappen schon verhältnismäßig deutlich abgegrenzt sind. Sie erscheinen auf der Ventralseite über der Eimitte als dunklere Querbänder. Zuerst sieht man drei Segmente, von denen das mittlere dunkler erscheint als die beiden anderen. Während sich diese durch schmale hellere Querstreifen allmählich schärfer abgrenzen, bilden sich vor und hinter ihnen weitere Segmente, so daß schließlich die ganze ventrale Seite des Eies wie gebändert erscheint (Abb. 4a).

Zugleich mit ihrer schärferen Begrenzung tritt auch eine Unterteilung der Segmente in einen mittleren, ventralen, und zwei seitliche Teile hervor. Diese Bereiche werden zunächst innerhalb eines Segmentes durch hellere fleckenförmige Stellen geschieden, die allmählich schmaler werden und dann mit den entsprechenden Stellen der davor- und dahinterliegenden Segmente zu einheitlichen Längsstreifen verschmelzen. Diese bilden als „*Zwischenstreifen*" die Grenzen zwischen *Mittelplatte* und *Seitenplatten*.

Wenn auf diese Weise Ektoderm und Mesentoderm schon deutlich gesondert sind, gehen die Seitenplatten ihrerseits ohne merkliche Abgrenzung in das dorsale Epithel über. Die Seitenplatten werden dann allmählich von ventral nach dorsal zunehmend dunkler. In umgekehrter Richtung lichtet sich das Epithel von dorsal her auf. Auf diese Weise tritt nach und nach eine scharfe *Grenze zwischen embryonalem und extraembryonalem Bereich* hervor.

Eine kaum merkliche Verschmälerung der Mittelplatte in Höhe der zuerst entstandenen Segmente zeigt den Beginn eines Vorganges an, in dessen Folge einerseits das Mesentoderm unter *Primitivrinnenbildung* ins Innere des Keimes eingesenkt, andererseits das Ektoderm in verschiedene Organbereiche aufgegliedert wird (Abb. 4—6b). Die Mittelplatte verengt sich zuerst an den Segmentgrenzen, so daß die einzelnen Mesentodermsegmente durch Buchten voneinander abgegrenzt werden (Abb. 4 bis 6b). Gleichzeitig wölbt sich das ganze Mesentodermsegment zusehends ins Innere des Keims, wobei es sich zuerst in der Mitte vom Chorion abhebt

Abb. 4—6. Keimblätterbildung, Segmentierung und Hüllbildung. Stad. a— c „Keimanlage", d und e „Keimstreif", Kennzeichnung der Stadien auf Tabelle 1.



a b c d e

Abb. 4a—e. Aufnahmen des gleichen Keimes in Abständen von 45 Min. Temp. 21° C. Ventralansicht. Phot. 1/58.

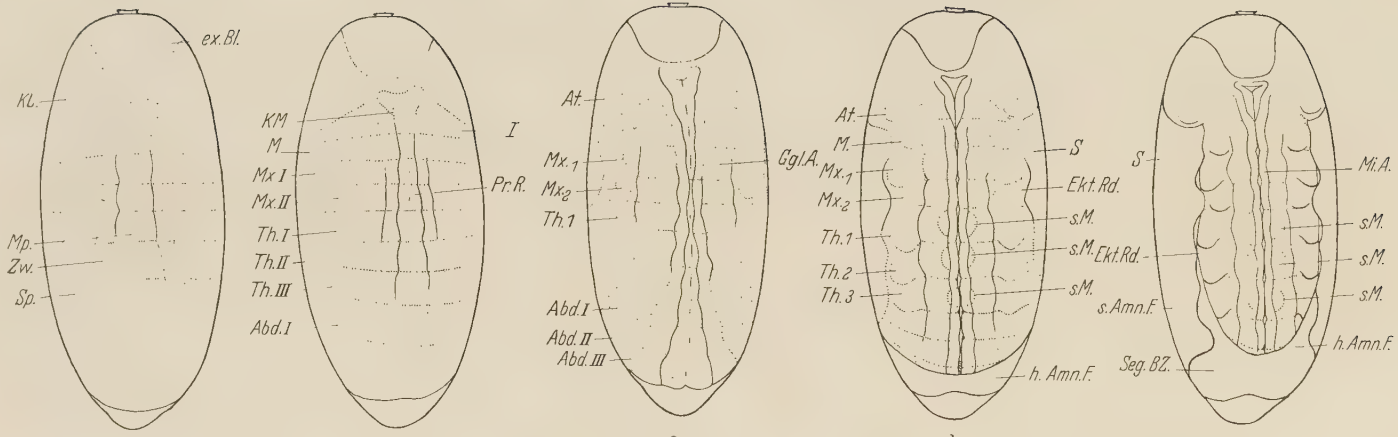


Abb. 5a—e. Übersichtszeichnungen zu den Photographien der Abb. 4.

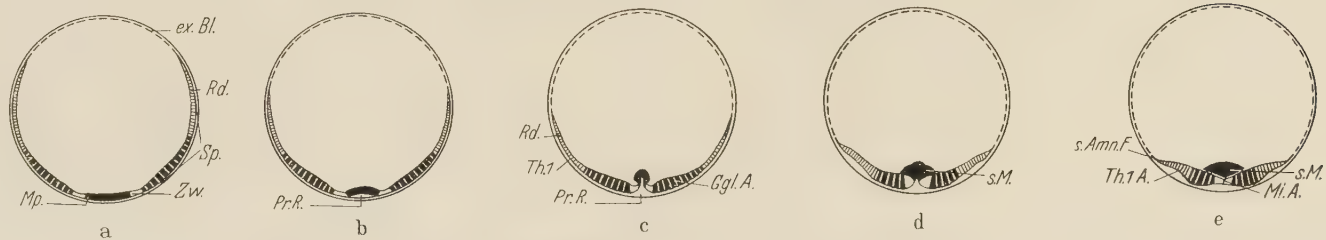


Abb. 6a—e. Schematisierte Querschnitte durch das I. Thoraxsegment der Stadien a—e.

(Abb. 6b). Die entstehende Delle verschmälert und vertieft sich zu einer Kerbe. Dieser Vorgang erfaßt zuerst die weiter vorn, nach und nach auch die dahinterliegenden Segmente, so daß die segmentalen Kerben sich in Höhe der zuerst entstandenen Segmente zu einer einheitlichen Rinne vereinigen (Abb. 5c). In demselben Maße wie die Mittelplatte sich verschmälert und schließlich einsenkt, verschmälern sich auch die Zwischenstreifen, nähern sich medianwärts, um schließlich aneinander zu stoßen und die Primitivrinne zu schließen (Abb. 4—6d). Der Verschluß der Primitivrinne durch die Zwischenstreifen erfolgt in der gleichen zeitlichen Ordnung, in der die Anlagen ihrer Teile entstanden sind.

Unterdessen tritt eine *Gliederung des Ektoderms in der Rechts-Links-Achse* immer deutlicher hervor. Gleichsinnig mit fortschreitender Einsenkung der Mittelplatte konzentriert sich das Ektodermmaterial auf die Ventralseite, wobei innerhalb eines jeden Segmentes nacheinander erst die Anlagen der Ganglien, dann die der Extremitäten und schließlich die der Randteile sichtbar werden. Wenn schon bei der Keimblattsonderung die äußeren Ränder der Zwischenstreifen jederseits die ventrale Grenze der *Ganglienanlagen* deutlich umreißen, so tritt deren dorsale Abgrenzung erst mit zunehmender Einsenkung der Mittelplatte klarer hervor. Dadurch, daß das Ektoderm sich ventralwärts immer mehr verdichtet, formen sich die Ganglien der einzelnen Segmente nacheinander immer deutlicher aus, bis sie schließlich beiderseits der Primitivrinne als durchgehende Wülste neben den zusammengeschlossenen Zwischenstreifen liegen, die den Mittelstrang des Nervensystems bilden.

Kurz nachdem die Ganglienanlagen sich nach dorsal abgegrenzt haben, treten unmittelbar neben ihnen die *Anlagen der Extremitäten* als kreisrunde hellere Flecke auf. Diese runden Felder (vgl. Abb. 4—5d) entstehen aus punktförmigen Aufhellungen, die zuerst an Umfang zunehmen und sich dann auf Kosten eines an der hinteren Grenze auftretenden halbmondförmigen dunkleren Bogens wieder zusehends verkleinern. Die helleren Felder sind Orte starker Zellvermehrung, der entstehende dunkle Bogen ist das gesproßte Extremitätenepithel. Um die Extremitätenanlagen herum lagert sich bogenförmig das seitliche embronale Material als *Randteil* an, der sich schließlich in jedem einzelnen Segment gegenüber dem extraembryonalen Bereich, dessen Zellen sich zur Bildung der Serosa auseinanderziehen, in aller Deutlichkeit abhebt.

Nach vollendetem Verschluß der Primitivrinne, vollendeter Konzentration des embryonalen Materials auf der Ventralseite, nach deutlicher Abgrenzung der Randteile des Ektoderms gegenüber der differenzierten *Serosa* kündet das fortschreitende Emporwachsen der hinteren *Amnion*falte die Beendigung jener Vorgänge an, die als Sonderung des Blastoderms und Gliederung der Keimanlage zusammengefaßt wurden. Das Ergebnis dieser Entwicklung ist ein zweischichtiger Keimstreif (Abb. 4—6a), in dem der äußeren Segmentierung eine gleichförmige innere des Mesentoderms

entspricht. Am Keimstreif läßt sich eine Vorderkopfregion von einer gleichmäßig segmentierten und diese wiederum von einer unsegmentierten Region deutlich unterscheiden.

Die Vorderkopfregion liegt ventral unter dem Vorderpol und umfaßt jederseits mit einem Kopflappen den Dotter nach dorsal. In den Kopflappen ist ein vorderes orales „Segment", das die Anlagen des Protocerebrum und die der Oberlippe trägt, mit dem dahinterliegenden Antennen-„Segment" verschmolzen, das die Anlage des Deutocerebrum und die der Antennen enthält. Ventral grenzen diese Vorderkopfanlagen an das Vorderkopfmesentoderm an und fassen nach vorn die Anlage des Stomodaeums, nach hinten die des Interkalarsegmentes mit der Anlage des Tritocerebrum zwischen sich ein. Jedem Vorderkopf-„Segment" entspricht ein bestimmter Mesentodermanteil. Der des Interkalarsegmentes schließt sich nach vorn an den des Mandibelsegmentes an; vor ihm liegt die vordere Mitteldarmanlage; rechts und links daneben grenzen die Mesodermanteile der übrigen Vorderkopfanlagen, besonders die der Antennen, an. Die Vorderkopfregion ist also dadurch ausgezeichnet, daß ihre *„Segmente" nicht typisch bandförmig* gestaltet sind.

Der Übergang vom Vorderkopf zu der bereits *in typische Segmente gegliederten Region* wird durch das Mandibelsegment gebildet, das lateral verschmälert ist. Innerhalb dieser Region heben sich drei Bereiche voneinander ab: *drei Kiefersegmente, drei Thoraxsegmente* und *drei Abdominalsegmente*. Aus der am Hinterpol liegenden unsegmentierten Region werden die übrigen Abdomensegmente und die Anlage des Proktodaeums entstehen. Sie soll *Segmentbildungszone* genannt werden. Während das erste Maxillarsegment sich innerhalb des Kieferbereiches durch besondere Höhe und Breite heraushebt, und die Segmente des Abdominalbereiches sich nach dem Hinterpol gleichmäßig verjüngen, sind die Thoraxsegmente gleich breit und lang, so daß der *Thoraxbereich innerhalb des Keimstreifs der gleichförmigste Körperabschnitt ist.*

In der Gestalt des Keimstreifs sind die Keimblätter in Segmenteinheiten aufgegliedert und zusammengeschlossen. Die Segmenteinheiten wiederum sind zu übergeordneten Regionen aneinander gefügt. Dieser räumlichen Ordnung entspricht die zeitliche ihrer Entstehung: Die Kopfregion ist als Ganzes schon sichtbar, bevor die Differenzierung der einzelnen Segmente erfolgt; die Segmentbildungszone entsteht erst, wenn die davor liegende Segmentregion als Ganzes angelegt ist. Innerhalb dieser Region ist die durchgehende Segmentierung anfangs deutlicher als ihre Gliederung in Keimblattfelder. Die Keimblattbildung wiederum geht der Sonderung einzelner Organanlagen voran. Es folgt *die spezielle Differenzierung immer auf der Grundlage einer allgemeinen,* der sie infolgedessen auch räumlich eingeordnet bleibt.

Im Rumpf mit typischen Segmentanlagen werden die einzelnen Segmente nicht gleichzeitig, sondern *von einem* über der Eimitte liegenden

morphologischen Differenzierungszentrum aus nacheinander herausgebildet. Die prospektive Bedeutung dieser Segmente läßt sich mit noch größerer Sicherheit, als dies durch direkte Beobachtung möglich ist, dadurch klären, daß vom gegliederten Keimstreif aus die Ausdehnung der einzelnen Segmentanlagen rücklaufend bis in die ersten Phasen ihres Erscheinens verfolgt wird. Nach solchen vergleichenden Messungen, die sowohl an lebenden als auch an fixierten Keimen und besonders an photographischen Serienaufnahmen lebender Eier ausgeführt wurden, beginnen die ersten Differenzierungen bei etwa 55% der Eilänge in Höhe des präsumptiven zweiten Maxillarsegmentes. Fast gleichzeitig mit diesem Segment werden das erste Thorax- und das erste Maxillarsegment sichtbar. Während die Segmentierung in Richtung der Längsachse von einem morphologischen Differenzierungszentrum aus erfolgt, verläuft die *weitere Aufgliederung der Segmente in Richtung der Rechts-Links-Achse von der Mitte des Keimstreifs nach den Seiten.* Ebenso wie sich die Mittelplatte gegenüber den Seitenplatten deutlich abhebt, bevor diese vom extraembryonalen Material abgegrenzt sind, werden innerhalb der Seitenplatten einzelne Organanlagen, z. B. Ganglien- und Extremitätenanlagen, entsprechend ihrer Reihenfolge von median nach lateral, zeitlich nacheinander angelegt. Dabei ist jeweils die mediale Begrenzung einer Anlage zunächst deutlicher ausgeprägt als ihre laterale. *Die Tatsache, daß Mittelplatte, Zwischenstreifen, Primitivrinne, Ganglienanlagen, Extremitäten und Randteile auf der Grundlage einer durchgehenden Segmentierung entstehen, berechtigt dazu, die Segmente als selbstständige Einheiten zu untersuchen.*

Stadien. Wenn bei der Blastodermsonderung die Segmentierung, Keimblätterbildung und Organsonderung als einheitliche Vorgänge hervortreten und nicht gleichzeitig, sondern in einer bestimmten Reihenfolge nacheinander einsetzen und in einer bestimmten räumlichen Richtung fortschreiten, so sind doch die zeitlichen und räumlichen Abstände, in denen sie aufeinander folgen, so gering, daß in ein und demselben Keimbereich gleichzeitig vielerlei Vorgänge in verschieden deutlicher Ausprägung nebeneinander herlaufen. Gerade die Beobachtung der Blastodermsonderung am lebenden Keim vermittelt einen lebhaften Eindruck von dem ununterbrochenen Ineinanderfließen der einzelnen Vorgänge. Aus diesem vielschichtigen Entwicklungsverlauf lassen sich in regelmäßigen Zeitabständen einzelne Stadien heraussondern, die, wenn sie auch nicht in sich geschlossen sind, so doch den Entwicklungszustand des Keimes zu einem bestimmten Zeitpunkt scharf kennzeichnen lassen. Diese *Normierung der einzelnen Stadien* ist zugleich die Grundlage für die folgenden histologischen Untersuchungen.

Die Feststellung einzelner Stadien wurde an Hand von Serienaufnahmen lebender Eier durchgeführt, wobei jeweils vom gleichen Keim im Laufe der Blastodermsonderung in Abständen von 15 Min. je eine Aufnahme gemacht wurde. Abb. 4 zeigt 5 in Abständen von 45 Min. aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des gleichen Keimes. Diese

wurden als Hauptstadien der Blastodermsonderung festgelegt und ihrer Reihenfolge nach mit a—e bezeichnet. Die durch die zwischenliegendenden, hier nicht abgebildeten Aufnahmen festgelegten Übergangsstadien wurden durch ein +- oder —-Zeichen vor dem kleinen Buchstaben des Hauptstadiums gekennzeichnet, dem sie in der Reihe unmittelbar vorangehen bzw. folgen. In der Tabelle 1 sind die Hauptstadien der Segmentierung und Keimblätterbildung kurz gekennzeichnet. Die Werte für die Lage der Segmentgrenzen in den Stadien c—e sind in der Tabelle 2 zusammengestellt.

Tabelle 1. Hauptstadien der Segmentierung und Keimblätterbildung.

Stadium	Abbildung	Entwicklungszustand der Mittelplatte (Mp.)	Entwicklungszustand der Seitenplatte (Sp.)
a	4—8a	Mp. in ursprünglicher gleichmäßiger Breite angelegt zwischen M.—Th. II	Beginnende mediale Abgrenzung der Ganglienanlage
b	4—8b	Mp. verschmälert. Beginn der Primitivrinnenbildung, deutlich in Mx. II, angedeutet in Mx. I, Th. I und M.	Beginnende Konzentration des embryonalen Materials auf der Ventralseite. Seitliche Abgrenzung der Ganglienanlagen treten auf. Anlage der At. und II. Mx. angedeutet
c	4—8c	Einsenkung der Mp. Primitivrinne in Mx. II ganz, in Th. I und II fast geschlossen	Anlagen der At. und II. Mx. deutlich, der I. Mx. und I. Th. angedeutet. In den gleichen Segmenten deutliche Abgrenzung des Randteils gegenüber der Serosa. Primitivdelle
d	4—8d	Verschluß der Primitivrinne bis zum Vorder- und Hinterrande der Keimanlage fortgeschritten	Alle Extremitätenanlagen sichtbar im Mx. II, Th. II deutlich gegenüber dem Rand abgegrenzt. Hintere Amnionfalte
e	4—8e	Bildung der segmentalen Mesodermhaufen	Konzentration des Keimmaterials vollendet und so ausgeformt, daß prospektive Bedeutung der Teile auffällig hervortritt. Hintere Amnionfalte bis Th. III

Tabelle 2. Lage der Segmente in der Keimanlage im Stadium c—e in % der Eilänge.

Segmentgrenzen	Symbole	n	σ	$M \pm m$
Vordere Grenze der Mittelplatte	v. Mp.	41	3,2	$88{,}7 \pm 0{,}5$
Vordere Grenze des Mandibelsegmentes	v. M.	40	3,6	$80{,}5 \pm 0{,}6$
Grenze Mandibelsegment Maxillarsegment I	M.—Mx. I	43	4,0	$68{,}6 \pm 0{,}6$
Grenze Maxillarsegment I Maxillarsegment II	Mx. I—Mx. II	48	3,6	$59{,}9 \pm 0{,}3$
Grenze Maxillarsegment II Thoraxsegment I	Mx. II—Th. I	48	4,0	$50{,}0 \pm 0{,}6$
Grenze Thoraxsegment III Abdominalsegment I	Th. III—Abd. I	37	2,0	$21{,}7 \pm 0{,}3$

b) Die Zellformungsvorgänge bei der Bildung des Keimstreifs und ihr raumzeitlicher Ablauf. Wenn die Beobachtung am lebenden Keim zu einer allgemeinen Anschauung vom Gesamtablauf der Blastodermsonderung führen konnte, so gewähren entsprechende histologische Untersuchungen einen Einblick in die Art und Weise, wie der Gesamtablauf sich in der Formänderung der einzelnen Blastodermzellen auswirkt.

Der Entwicklungszustand der einzelnen Hauptstadien sei in dieser Hinsicht an Hand von entsprechenden Schnitten durch die Mitte des Th. I, die auf Abb. 7a—d etwas schematisiert wiedergegeben sind, besprochen. Die dem Chorion anliegende Seite der Zellen sei mit „distal", die dem Dotter zugewandte mit „proximal" bezeichnet. Während im *„gleichmäßigen Blastoderm"* alle Zellen dorsal und ventral annähernd gleich dicht verteilt und annähernd von gleicher Größe und Form sind, treten unmittelbar *vor Beginn der sichtbaren Sonderung* auffallende Unterschiede zwischen Ventral- und Dorsalseite des Eies hervor. Ventral sind alle Zellen höher als breit und dicht zusammengedrängt, dorsal sind die Zellen fast ebenso breit wie hoch und dementsprechend in geringer Dichte verteilt. Die Extreme am dorsalsten und ventralsten Punkt sind durch unmerkliche Übergänge miteinander verbunden.

Zu *Beginn der sichtbaren Sonderung* treten weitere Unterschiede dadurch hervor, daß die ventralen Zellen sich dem Chorion fest anlegen und mit senkrecht zu ihm stehenden Wänden aneinander grenzen, während die dorsalen Zellen sich proximal und distal abrunden und an den Seitenflächen gegeneinander verschieben.

Innerhalb des ventralen Bereiches hebt sich eine Zellgruppe dadurch hervor, daß ihre Zellen gegenüber den seitlich angrenzenden höher gestreckt und zugleich verschmälert sind, und zwar distal mehr als proximal, so daß die Zellgrenzen schräg, gleichsam wie in Richtung auf einen gemeinsamen Mittelpunkt verlaufen, der ventral außerhalb des Eies liegt. Sie gehören zur Mittelplatte (Abb. 7a).

Diese Zellen gehen unter zunehmend radiärem Verlauf der Zellgrenzen in die seitlichen Bereiche über, in denen allmählich in der Ganglienanlage (*Ggl. A.*) eine Stelle stärkster Zellgröße erreicht wird. Von da an nehmen die Zellen ständig an Größe ab, um allmählich in den Bereich der dorsalen Zellen überzuleiten.

Im *Stadium b* (Abb. 7b) zeigt sich im Bereich der Mittelplatte, für die medialen Zellen mehr als für die lateralen, eine verstärkte Ausprägung der im Stadium a aufgefundenen Verhältnisse, so daß alle Zellen in einem Bogen eingeordnet sind, dessen innere Fläche sich dem Dotter entgegenwölbt. Im Ganglienbereich nehmen die Kerne mit zunehmender Zellstreckung eine mehr ovale Form an; sie liegen in gleicher Höhe, mit Ausnahme einiger, die sich nach beiden Richtungen aus dieser Zone herausdrängen. Die Zellgrenzen verlaufen nicht alle senkrecht, sondern zum Teil in verschiedener Richtung schief zur Peripherie. Im distalen

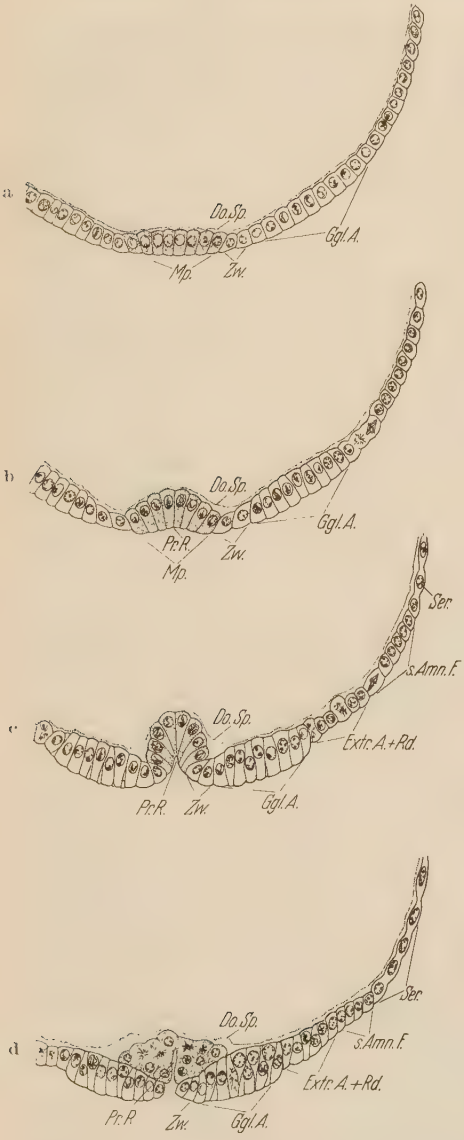


Abb. 7.

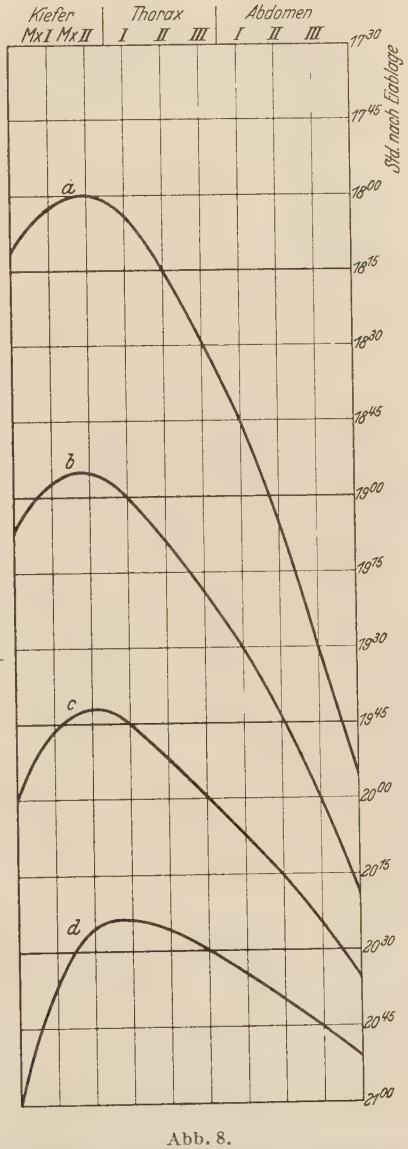


Abb. 8.

Abb. 7 a—d. Formänderungen der Zellen bei der Bildung des Keimstreifs, dargestellt für die Stad. a—d an typischen Querschnitten durch die Mitte des Th. I, etwas schematisiert. Zeich. ap. 1/169. In den verschiedenen Anlagebereichen prägen sich unterschiedliche Zellgestaltungstendenzen aus.

Abb. 8. Graphische Darstellung der Raumzeitordnung bei der Bildung des Keimstreifs, nach Messungen an zwei Aufnahmeserien lebender Keime, wie auf Abb. 6. Temp. 21° ± 1° C. Abszisse: Längsachse des Keimes, Ordinate: Entwicklungszeit in Stunden nach der Eiablage. a Bildung der Mittelplatte, b Bildung der Primitivrinne, c Verschluß der Primitivrinne, d Bildung der segmentalen Mesentodermhaufen. Den Kurven a—d sind die Abb. 7 a—d zuzuordnen. Jede Kurve verbindet die Punkte des Raum-Zeitsystems, an denen der auf der zugehörigen Abbildung dargestellte Gesamtentwicklungszustand erreicht ist.

Teil einiger Zellen ist eine dunkle Granulation angedeutet, während das Plasma des proximalen Zelldrittels über dem Kern aufgehellt erscheint. Diese Merkmale sind wiederum in der Zone größter Zellhöhe am stärksten ausgeprägt.

Unmittelbar neben dem Ganglienbereich finden sich in diesem Stadium vielfach einige Zellen, die unter Mitosenbildung stark abgerundet und vom Chorion abgehoben sind.

Stadium c (Abb. 7c). In diesem Stadium kann eigentlich von einer „Mittelplatte" nicht mehr die Rede sein; vielmehr sind die Mesentodermzellen im Schnittbild fächerartig zu einer Figur zusammengeordnet, in die die Außenflächen der Zellen den Umriß der Primitivrinne einzeichnen. Vielfach beginnen bereits einige Zellen sich aus der gleichförmigen Anordnung dieser Figur zu lösen. Diese Form der Mittelplatte sei als „Invaginationswulst" gekennzeichnet. Im Ganglienbereich ist mit zunehmender Verschmälerung der Zellform eine durchgehende Verschränkung der Zellen und zugleich eine Anordnung der Kerne in zwei Schichten verbunden. Die Granulation im distalen Teil ist vielfach schon ganz unverkennbar ausgeprägt. Im proximalen Teil der Zellen macht sich eine besondere Affinität zu Säurefuchsin bemerkbar.

Seitlich neben der Anlage des Ganglienwulstes, dessen laterale Abgrenzung bereits am lebenden Keim sichtbar wird, sind weitere Mitosen aufgetreten. Einzelne Zellteilungen sind bereits vollendet, wie an der geringeren Größe der Zellen dieses Bereiches deutlich wird. Der ganze Bereich ist vom Chorion abgehoben und wird am lebenden Keim als helle „Extremitätenknospe" sichtbar (vgl. Abb. 4, 5c). Die nach dorsal angrenzenden Zellen sind deutlich höher als breit, und ihre gemeinsamen Zellgrenzen verlaufen um so schräger zur Peripherie, je weiter dorsal sie stehen. Die Übergangszone zwischen diesem Rand der Keimanlage und den bereits stark abgeflachten Serosazellen besteht nur noch aus wenigen Zellen.

Die äußeren Ränder der Primitivrinne werden von den Zellen des Zwischenstreifens gebildet, die, vom Chorion abgehoben, eine durchgängig einheitliche Zellverbindung zwischen Mesentoderm und Ektoderm herstellen. Während aber die Mesentodermzellen zu einer konkaven Figur angeordnet sind, bilden die Zellen der Zwischenstreifen zusammen mit den medialsten Zellen der Seitenplatte jederseits einen konvexen Bogen. So erweisen sich die Zellen der Zwischenstreifen bereits weniger durch bestimmte Strukturen als vielmehr durch die Art ihrer Einordnung als zur Seitenplatte, d. h. zum Ektoderm gehörig.

Stadium d (Abb. 7d). Der Invaginationswulst hat sich unter Aufhebung der fächerförmigen Anordnung der Zellen völlig ins Innere des Keimes verlagert. Die Mesentodermzellen bilden einen geschlossenen Haufen, in dem einzelne Zellformen nicht mehr kenntlich sind. Im Ganglienbereich fällt in den langovalen Kernen eine besondere Anordnung des

Chromatins und im Plasma eine starke Färbung mit Säurefuchsin auf. Das Epithel des Extremitätenbereichs wölbt sich ein wenig dem Chorion entgegen, es ist verdickt und wird von schmalen, zylindrischen Zellen gebildet, die sich zu verschränken beginnen. Nach dorsal zeigt die laterale Grenze der Wölbung den Übergang vom Extremitätenbereich zum Rand der Keimanlage an.

Stadium e. Gleichzeitig mit der Ausformung der Ganglienanlage zu einem Wulst wird das seitliche Ektoderm vom Chorion abgehoben, wobei es sich vom Ende her ventralwärts einkrümmt. Dadurch läßt sich der Keimanlagenrand mit der Anlage des Amnions gegenüber den wenigen Serosazellen abgrenzen, die sich noch nicht, wie die weiter dorsal liegenden, vollends abgeflacht haben (vgl. Abb. 9a).

Bei einem *Vergleich der eben beschriebenen Schnittbilder*, von denen jedes den Entwicklungszustand der histologischen Strukturen am gleichen Eiort jeweils zu einem bestimmten Zeitpunkt veranschaulicht, wird der Entwicklungsverlauf durch auffallende Verschiedenheiten deutlich, die die Gestaltung einzelner Zellen, ihre Zusammenfügung zu Geweben und deren gegenseitige Lage an den einzelnen Orten des Querschnittes betreffen. Diese Veränderungen erhalten dadurch einen gesetzmäßigen Charakter, daß die genannten *Unterschiede* sich in Bereichen gleicher prospektiver Bedeutung im Verlauf der Entwicklung *in einer bestimmten Richtung* ausprägen. Die einzelnen Merkmale beispielsweise der Serosazellen sind nicht gleich von vornherein deutlich vorhanden, sondern bilden sich nach und nach durch eine Abrundung und eine damit verbundene Auflockerung der Zellen und schließlich der Kerne heraus. Diese Veränderungen in ihrer Gesamtheit führen innerhalb des prospektiven Serosabereiches mit einer solchen Sicherheit zur Ausprägung linsenförmiger Zellgestalten, daß sich schon nach den allerersten dahinführenden Verschiedenheiten die eingeschlagene Entwicklungsrichtung in dem betreffenden Bereich als Serosabildung kennzeichnen läßt. *In der sichtbaren Unterschiedsgestaltung der Zellen gleicher prospektiver Bedeutung prägt sich eine Zellgestaltungstendenz aus*[1].

Tendenzen zum Zellwachstum, zur Streckung und Verschränkung von Zellen kennzeichnen zunächst die Entstehung der Ganglienanlage. Die fächerförmige Anordnung der Mesentodermzellen im Invaginationswulst ist die Vollendung von Gestaltungstendenzen, die schon sehr früh

[1] Raven gebraucht im Anschluß an Verpflanzungsexperimente den Begriff „Differenzierungstendenz", um den Grad der Selbstdifferenzierungsfähigkeit verpflanzter Gewebe zu kennzeichnen. Dabei wird ebenso wie mit dem Begriff „Zellgestaltungstendenz" durch das Wort „Tendenz" die Veränderung eines Zustandes in bestimmter Richtung zum Ausdruck gebracht. Die Bezeichnung Differenzierungstendenz bezieht sich aber auf die Ausrichtung einer physiologischen, die Bezeichnung Gestaltungstendenz dagegen auf die Ausrichtung einer morphologischen Veränderung.

in einer Streckung der Zellen unter gleichzeitiger Verbreiterung ihres proximalen Teiles auf Kosten ihres distalen sich andeuten. Wenn auch innerhalb jedes Bereiches bestimmter prospektiver Bedeutung (z. B. Mittelplatte, Ganglienanlage) die entsprechenden typischen Gestaltungstendenzen jede einzelne Zelle erfassen, so ist doch darüber hinaus für die typische Gesamtformung des Organbereiches entscheidend, daß diese Tendenzen jeweils an einem bestimmten Punkt zuerst sichtbar werden und auch fernerhin dort ihre stärkere Ausprägung zeigen. Die Tendenzen zur Gestaltung von Zellen der Mittelplatte treten zuerst in der Mitte ihres prospektiven Bereiches auf und bleiben dort jederzeit am stärksten ausgeprägt. Innerhalb des prospektiven Ganglienbereiches werden alle zur Bildung von Neuralzellen führenden Zellgestaltungstendenzen zuerst und am deutlichsten in einer Zone erkennbar, die etwa im medialen Drittel dieses Bereiches liegt. Die prospektive Bedeutung der Extremitätenanlagen tut sich in einer zunehmenden Vermehrungstätigkeit der Zellen kund, aber die Mitosenbildung setzt nicht im ganzen Bereich der Extremitätenanlage gleichzeitig ein, sondern die Mitosen treten zuerst im Zentrum des prospektiven Bereiches auf. Ganz *allgemein scheinen* also *die Tendenzen, die zur Ausbildung bestimmter Anlagen führen*, jeweils *von bestimmten Teilen dieser Anlagen ihren Ausgang zu nehmen*, von denen aus sie allmählich die ganze prospektive Anlage erfassen. *An diesen* ausgezeichneten *Stellen treten* wiederum *die einzelnen Zellgestaltungstendenzen* nicht gleichzeitig, sondern *in bestimmter Reihenfolge hervor*. So geht in der Ganglienanlage der Ausbildung spezifischer Zellstrukturen eine Verschränkung der Zellen und dieser wiederum eine Streckung der Zellen unter gleichzeitiger Verschmälerung auf Grund einer allgemeinen Wachstumstendenz voran. Während die allgemeine Wachstumstendenz aber alle Zellen des ganzen embryonalen Bereiches — gleich, welcher prospektiver Bedeutung sie sein mögen — nach und nach erfaßt, und die Tendenz zur Streckung und Verschränkung der Zellen nicht nur auf die Ganglienanlage beschränkt bleibt, sondern allmählich auf die dorsalen Teile der Seitenplatte übergreift, so ist die Ausbildung gewisser Strukturen, z. B. Granulation und starke Affinität des proximalen Zellteils zu Säurefuchsin, für die Ganglienzellen spezifisch. *Die spezifischen Tendenzen bilden sich* also *auf der Grundlage mehr allgemeiner Zellgestaltungstendenzen aus*. Die Zellen des embryonalen Bereiches zeigen Tendenzen zum Wachstum und zum Höherwerden, die Zellen des extra-embryonalen Bereiches dagegen nicht. Eine Tendenz zum Keilförmigwerden der Zellen kennzeichnet den mesodermalen Bereich gegenüber dem ektodermalen. Für die Ausbildung der Ganglienanlage ist gegenüber den anderen ektodermalen Anlagen das Auftreten bestimmter Zellstrukturen spezifisch. Da diese spezifischen Gestaltungstendenzen auf der Grundlage allgemeiner erfolgen, und derart die Entwicklung vom Allgemeinen zum Besonderen führt, so wird die Sonderung in extraembryonales und embryonales

Epithel vor dessen Aufteilung in mesentodermales und ektodermales und dieses wiederum vor der Ausbildung einzelner Organanlagen sichtbar. *Allgemeinen Keimbereichen sind allgemeine, bestimmten Organanlagen, sind spezifische Gestaltungstenzenden zugeordnet.* Wenn man auch nicht sagen kann, daß die Mittelplatte vor den Seitenplatten erscheint, so treten doch in ihr allgemeine Gestaltungstendenzen früher als in den Seitenplatten auf, und unter den ektodermalen Organanlagen schreitet die Ganglienanlage den übrigen Anlagen in der Ausbildung spezifischer Zellgestaltungstendenzen voran. Solche werden im Randbereich des Keimstreifs erst nach Ablauf des geschilderten Entwicklungsausschnittes sichtbar. *Das Auftreten der Zellgestaltungstendenzen schreitet also von medial nach lateral fort.*

Da die spezifischen Zellgestaltungstendenzen zu einer Abgrenzung der einzelnen Anlagen führen, kann das Fortschreiten der Differenzierung in medio-lateraler Richtung auch am lebenden Keim unmittelbar verfolgt werden. Wenn man auf den Abb. 4 d die Differenzierungen der Seitenplatte im ersten Thoraxsegment vergleicht, so wird deutlich, wie zuerst die Anlage der Ganglien, dann die der Extremitäten und schließlich der Randteil sich abgrenzen, und wie jeweils die medialen Grenzen der betreffenden Bereiche schärfer ausgeprägt sind als die lateralen.

Bei der Aufgliederung des Blastoderms wird in allen Bereichen an der Formung der Zellen eine Gestaltungskraft sichtbar, die nur deshalb zu einer den Elementen übergeordneten Formbildung führt, weil sie in einer bestimmten raumzeitlichen Ordnung abläuft. Die *Verdichtung des Zellverbandes auf der Ventralseite* wird *durch Zellformung* erreicht. Sie kommt dadurch zustande, daß diese Zellformungsvorgänge räumlich und zeitlich aufeinander abgestimmt sind und die Verbindung der Zellen nirgends unterbrochen wird. *Die Materialverschiebung* ist also *an die Zelldifferenzierung gebunden.* Damit scheint *Chrysopa* in einem wesentlichen Gegensatz zu den Odonaten und Orthopteren zu stehen, deren Keimanlage zellarm ist, und bei denen der Zellformung eine Wanderung der Blastodermzellen zur Keimanlage vorangeht.

Durch den vorstehenden Vergleich der Schnittbilder ist der Entwicklungsablauf in Richtung der Rechts-Links-Achse innerhalb ein und desselben Segmentes zur Darstellung gebracht worden. Ebenso wie bei der Beobachtung der Blastodermsonderung am lebenden Keim entspricht hier jedem Entwicklungszustand der Mittelplatte ein bestimmter der Seitenplatte. Zu ein und demselben Entwicklungszeitpunkt stehen die Zellgestaltungstendenzen in den einzelnen Anlagebereichen bis in alle Einzelheiten in einem gerade für diesen Zeitpunkt typischem Verhältnis der Ausprägung zueinander. Soweit man von den quantitativen Verschiedenheiten homologer Anlagenbereiche in verschiedenen Segmenten und dem Fehlen einzelner Organanlagen, z. B. der Extremitätenanlagen in den Abdominalsegmenten, absieht, kann man das Bild jedes einzelnen,

in der Mitte des ersten Thoraxsegmentes in den Hauptstadien erhaltenen Schnittes (vgl. 7a—d) als Norm für bestimmte Entwicklungszustände aller Segmente nehmen. Dadurch lassen sich die einzelnen Segmente, die sich vom Differenzierungszentrum aus in bestimmter Reihenfolge nacheinander anlegen, an Hand der gewonnenen Normen vergleichen, und so kann *der* gesamte *raumzeitliche Verlauf der Blastodermsonderung* genauer erfaßt werden. Der Entwicklungszustand des Schnittbildes 7c, der im I. Thoraxsegment nach 19 Entwicklungsstunden vorliegt, ist eine Stunde später im dritten Abdominalsegment erreicht. Durch ähnliche Vergleiche auf Grund zahlreicher Schnittserien und unter entsprechenden Kontrollmessungen an Serienaufnahmen lebender Keime konnten die auf Abb. 8 dargestellten Kurven gewonnen werden, in denen der Gesamtablauf der Segmentierung und Keimblätterbildung zum Ausdruck kommt.

Die Kurve a verbindet jene Punkte innerhalb des Raumzeitsystems, an denen der im Schema a dargestellte Gesamtentwicklungszustand erreicht ist. Entsprechend stellt die Kurve b die Verbindung zwischen den Punkten her, in denen die Entwicklung bis zur beginnenden Primitivrinnenbildung (vgl. Schema b), die Kurve c jene, in denen die Entwicklung bis zum Verschluß der Primitivrinne (Schema c) fortgeschritten ist. Mit der Kurve d schließlich werden alle Orte verbunden, in denen der Gesamtentwicklungszustand dem Typus nach demjenigen entspricht, der im Schema d zur Anschauung gebracht wurde.

An den Kurven wird folgendes festgestellt:

1. Jede Kurve hat *im Bereich des Differenzierungszentrums* einen Höhepunkt, d. h. im Raume dieses Zentrums *ist die Entwicklung zu jedem Zeitpunkt am weitesten fortgeschritten.*

2. Jede einzelne Kurve schneidet den Bereich aller Segmente, d. h. *jeder einzelne Entwicklungsvorgang wiederholt sich in jedem Segment.*

3. Die Kurven verlaufen um so flacher, je später sie in Richtung der Zeitskala auftreten, so daß die Intervalle, in denen sie aufeinanderfolgen, sich vom Differenzierungszentrum aus sowohl in Richtung auf die vorderen, als auch auf die hinteren Segmente zunehmend verkürzen, d. h. in den abdominalen Segmenten folgen die Entwicklungszustände schneller aufeinander, als in denen, die im Bereich des Differenzierungszentrums liegen. Mit anderen Worten: *Die Segmente haben einen unterschiedlichen Entwicklungsrhythmus. Diese Gesetzmäßigkeiten gelten nur für die gleichförmig segmentierte Region des Keimstreifs.*

Durch die Raumzeitordnung des Differenzierungszentrums in der Längsachse werden die Segmenteinheiten, in denen die Entwicklung von medial nach lateral fortschreitet, zu einer organischen Gestalt zusammengefügt.

c) Berechnung eines Anlagenplanes. Eine genaue Kenntnis der Materialverteilung und -verschiebung bei der Herausbildung des Anlagenmusters ist nicht nur im Hinblick auf die Durchführung von Experimenten,

sondern auch zur Beurteilung der Entwicklungsvorgänge, die der Blastodermsonderung und Keimlagengliederung folgen, notwendig.

Während das Anlagenmuster des gleichmäßigen Blastoderms durch histologische Differenzierung allmählich in ein sichtbares Anlagemuster verwandelt wird, grenzen sich zuerst in Richtung der Längsachse die Segmente als morphologisch gleichförmige Einheiten gegeneinander ab. Nach vollendeter Ausformung der Keimanlage ist die prospektive Bedeutung der Segmente mit Sicherheit feststellbar, so daß ihre Lage von hier aus durch vergleichende Messungen rücklaufend bis in die ersten Stadien ihres Sichtbarwerdens verfolgt werden kann. Dabei zeigt sich, wie die Abb. 4 u. 6a—e veranschaulicht, daß die Segmente von einem festliegenden Bereich aus, der mit dem Differenzierungszentrum zusammenfällt, in einer ihren späteren Ausmaßen fast genau entsprechenden Breite angelegt werden, so daß bei ihrer weiteren Ausformung in Richtung der Längsachse keine beträchtlichen Materialverschiebungen mehr erfolgen.

Die Verteilung des Zellmaterials auf *die Anlagen innerhalb der Segmente* kann mit Hilfe der gleichen Methode nicht festgestellt werden, weil ihre Verschiebung hauptsächlich in Richtung der Rechts-Links-Achse erfolgt und bereits zu einem Zeitpunkt einsetzt, in dem die meisten Anlagen am lebenden Keim sich noch nicht genau gegeneinander abgrenzen lassen. — Allein die Mittelplatte und die Zwischenstreifen bilden dabei insofern eine Ausnahme, als sie sich schon früh als gleichmäßig breite und leicht übersehbare Bereiche am lebenden Keim hervorheben, bevor ihre Ausdehnung eine merkliche Veränderung erleidet. Der Materialanteil dieser beiden Anlagen kann leicht festgestellt werden, indem man die Zellkerne im Stadium beginnender Blastodermsonderung am lebenden Keim abzählt. Jeder Zwischenstreifen ist in der vorderen, mittleren und hinteren Region jedes Segmentes durchgängig zwei bis drei Zellen breit. Die einzelnen Segmente der Mittelplatte werden aus 5—6 Querreihen zu je 8—9 Zellen gebildet, wobei die Zellen aufeinander folgender Reihen alternieren. Die *Mesodermsegmente* der Vorderkopfregion sind um 2—4 Zellen schmaler als die der Thoraxregion und untereinander ungleich breit, in der Thoraxregion dagegen wird die Mittelplatte in allen Segmenten in der gleichen Breite angelegt.

Es fragt sich, ob die dabei auffallende Zellkonstanz auch in anderen Bereichen wiederkehrt. Um den Materialanteil der übrigen Anlagen festzustellen, wurden Zellzählungen in der vorderen, mittleren und hinteren Region jedes Thoraxsegmentes an Querschnittserien solcher Keime durchgeführt, in denen die Anlagen durch deutliche Ausbildung von Gestaltungstendenzen mit ziemlicher Sicherheit gegeneinander abgegrenzt werden konnten. In jedem Querschnitt — der etwa eine Zellschicht enthielt — wurden die größeren Zellanschnitte bei der Zählung mit berücksichtigt. Der Zählfehler wurde durch das arithmetische Mittel einer dreifach wiederholten Zählung ausgeglichen. Die erhaltenen Durchschnittswerte von je drei aufeinanderfolgenden Schnitten konnten als Anhaltspunkte für den wahren Materialanteil der Anlagen in der betreffenden Querschnittsregion gelten. In der Tabelle 3 sind die für die Mitte des ersten Thoraxsegmentes erhaltenen Durchschnittswerte von fünf

verschiedenen Keimen im Stadium c zusammengestellt. Die Zahlen bestätigen den für die Mittelplatte und die Zwischenstreifen angegebenen Tatbestand und zeigen, daß der Zellanteil der übrigen Organanlagen im Rahmen einer gewissen Variationsbreite schwankt. Wenn man dabei berücksichtigt, daß der Materialanteil jeder

Tabelle 3. Zellanteil der Anlagen im Querschnitt durch die Mitte des Th. III, Stadium c.

Anlagen	Variationsbreite	Mittelwert	Durchschnittsanteil in %
Serosa	19,7—28,0	23,5	
Amnion	4,9— 8,1	6,2	10,0
Extremitätenanlage und Randteil	7,0—11,8	10,1	16,5
Neuralanlage	7,9—11,2	9,7	14,0
Zwischenstreif	2,0— 2,7	2,4	3,1
Mittelplatte	7,9— 9,3	8,2	12,0

Anlage des Ektoderms in der Segmentmitte ein Maximum aufweist und in Betracht zieht, daß nicht alle Schnitte diese Region gleichmäßig getroffen haben, so kann man die erhaltenen Mittelwerte nur als relatives Maß der Materialverteilung verwenden. Diese Durchschnittswerte gelten nicht nur für das Stadium der Keimanlage sondern lassen sich auch auf das des späten Blastoderms übertragen, sofern man von den geringen Fehlern absieht, die im Extremitäten- und Randbereich durch lokale Zellvermehrung entstehen. Mit Hilfe der relativen Werte läßt sich die Ausdehnung der einzelnen Anlagen auf der Peripherie des Blastodermquerschnittes errechnen wenn dessen Zelldichte bekannt ist. Die unter Anwendung dieser Methoden gewonnenen *Querschnittschemata* der Abb. 7a—e vermitteln eine Anschauung von der Materialverschiebung im ersten Thoraxsegment.

2. Weiterentwicklung des Keimstreifs zur Körpergrundgestalt.

Nach Einsenkung der Mittelplatte ist der Keimstreif zunächst nur bis zur Segmentbildungszone in der Längsachse gegliedert. Eine Zweischichtigkeit ist nur in der Mitte des Keimstreifs erreicht. Nur das Ektoderm weist bereits eine deutliche Gliederung in der Rechts-Links-Achse auf. Die Bildung der hinteren Amnionfalte hat begonnen.

Im Laufe der weiteren Entwicklung wird die Segmentierung von der Segmentbildungszone aus fortgeführt. Unterdessen breitet sich das untere Blatt auf der Innenfläche des Ektoderms aus. Dabei gliedert es sich in Entoderm und Mesoderm. Die Ausbreitungsbewegung der Mesodermzellen führt unmittelbar in die Bildung der Coelomepithelien über. Sie ist mit der Coelombildung abgeschlossen. *Durch den Unterlagerungsvorgang wird die Zweischichtigkeit* des *Keimstreifs vollendet und seine Gliederung in der Rechts-Links-Achse auch im unteren Blatt durchgeführt.* Unterdessen wird die Segmentierung beendet. *Damit ist die Körpergrundgestalt ausgebildet.*

Die weitere Entwicklung des Keimstreifs zur Körpergrundgestalt ist durch dynamische Vorgänge ausgezeichnet, die in der Rechts-Links-Achse ablaufen. Durch Zellbewegung wird eine Neuordnung des Keimstreifs erreicht. Diese entscheidenden Bewegungsvorgänge sollen in einem

ersten Abschnitt dargestellt werden. In einem zweiten sei der Aufbau der Körpergrundgestalt kurz beschrieben.

a) Schichtung, Aufteilung und Ausbreitung des unteren Blattes während der Hüllbildung. Der *Unterlagerungsvorgang*, der in einer Ausbreitungsbewegung und gleichzeitiger *Umordnung und Formung der Mesentodermzellen* besteht, wird durch Gestaltungsbewegungen des Ektoderms, die mit der Hüllbildung aufs engste verbunden sind, vorbereitet und eingeleitet. Jeweils an den äußeren Enden der Keimanlage nimmt die *Bildung des Amnions*, für das rings im gesamten Randteil Material bereitgestellt ist, ihren Anfang. Nachdem eine hintere Amnionfalte sich aus den Rändern der am Hinterende zu einer Delle verbreiteten Primitivrinne herausgewölbt hat, krümmen sich einige Zeit später die seitlichen Ränder der Kopflappen zur Bildung der vorderen Amnionfalte ein. Beide Falten wachsen einander entgegen nnd verschmelzen zum Verschluß der Amnionhöhle im Bereich des Mandibelsegmentes. Die hintere Falte bereitet sich also in Richtung auf das Vorderende über die ganze segmentierte Region aus. Sie bildet sich in einem in dieser Richtung fortschreitenden Vorgang der Auffaltung der segmentalen Amnionanlagen unter gleichzeitiger Umordnung und Umformung ihrer Zellen. Bei dieser Auffaltung der seitlichen Randteile gibt einerseits der Dotter für diese Bewegung durch eine zunehmende Zusammenziehung Raum, andererseits heben sich neben dem stark verdichteten Ganglienwulst die seitlich angrenzenden Teile der Seitenplatte vom Chorion ab. Eine zunehmende Krümmungstendenz der Randteile führt schließlich zum völligen Einknicken der ganzen Amnionanlage. Dadurch lösen sich die seitlichen Teile der Keimanlage vom Dottersystem, das seine ventrale Fläche ausglättet. Ein auf der Mitte des Keimes durch den Dotter ausgeübter Druck mag zu einer Abflachung und Ausbreitung des Mesodermwulstes führen. Die Ausbreitungsbewegung des Mesoderms vollzieht sich in einem Raum, der einerseits durch den Dotterspiegel, andererseits durch die innere Fläche des Ektoderms begrenzt wird.

Der Dotterspiegel wird von einer plasmatischen Membran gebildet, die sich im einzelnen den inneren Mesentodermzellen anschmiegt, in ihrem allgemeinen Verlauf aber durch die Form des Dottersystems bestimmt wird. Durch die Wirkung der Vitellophagen, die sich unter dem Keimstreif angesammelt und besonders über dessen Mitte konzentriert haben, ist der Dotter unter dem Mesentodermwulst stärker aufgelöst als seitlich davon.

Die Innenfläche des Ektoderms ist vollkommen geglättet und erhält ihre Formung durch die Gestaltungsbewegungen des Keimstreifs. Der zwischen beiden Flächen gebildete Raum verändert sich ständig und bildet jeweils die Grenzen, innerhalb derer die Mesentodermzellen ihre Anordnung entfalten.

Diese Anordnung geht aus von der Gliederung der Mittelplatte in Segmente und deren Aufteilung in eine rechte und linke Hälfte durch

die Primitivrinne. Während die segmentale Anordnung im Verlauf der ganzen Entwicklung gewahrt bleibt, so daß die einzelnen Mesentodermsegmente durch zellfreie Zwischenräume getrennt bleiben, wird die streng symmetrische Anordnung der Zellen sofort nach Verschluß der Primitivrinne dadurch aufgehoben, daß die Zellen unter Teilung in Richtung ihrer Längsachse ihre gesetzmäßige Form, die sie im Invaginationswulst hatten, aufgeben und einen Haufen bilden, in dem weder einzelne Zellgrenzen noch eine bestimmte Anordnung der Kerne erkennbar ist. Mit diesem Entwicklungsschritt beginnen die Segmente der einzelnen Körperregionen sich verschieden zu entwickeln, so daß noch nach einer Zeit, in der im Thorax ein weiterer Entwicklungsschritt eingeleitet wird, die Kiefersegmente, die nach der Zeitordnung der Segmentierung mindestens ebensoweit wie die Thoraxsegmente entwickelt sein müßten, in dem Zustand verharren, der im Thorax unmittelbar nach Verschluß der Primitivrinne erreicht wurde. Deshalb sei der Unterlagerungsvorgang so, wie er in den thorakalen Segmenten verläuft, weiter beschrieben. Nachdem dort der erste Teilungsschritt der invaginierenden Mesentodermzellen vielfach unter Heterochronie der Teilungsphasen beendet ist, liegen die Zellen in der Umgebung des Segmentmittelpunktes stärker gehäuft übereinander als davor und dahinter. Damit ist eine allgemeine Gliederung der Mesentodermsegmente in Richtung der Längsachse angebahnt. Zugleich setzt eine Gliederung in Richtung der Rechts-Links-Achse ein, wobei die Zellen sich innerhalb des Wulstes in drei Schichten übereinander anordnen. Eine obere Schicht (*o.S.*) füllt die Mulde aus, die durch die nach dem Mittelstrang zu absinkende Innenfläche der Ganglien gebildet wird (Abb. 9b). Darüber ordnen sich die Zellen zu einer mittleren Schicht (*m.S.*) an, die zugleich am weitesten seitlich reicht. Die an den Dotterspiegel grenzenden Zellen flachen sich ab und bilden eine dritte untere Schicht (*u.S.*) Gleichzeitig erweitert sich der Mesentodermraum nach den Seiten, so daß immer mehr Raum für eine weitere flächenhafte Ausbreitung der beiden oberen Schichten gewonnen wird (Abb. 9b). Die Zellen der oberen Schicht verharren hier in ihrer Lage und bilden einen festgefügten Zellverband, auf dem die Zellen der mittleren Schicht in lockerer Anordnung nach beiden Seiten entlanggleiten (Abb. 9b), bis sie sich schließlich in einer muldenförmigen Ausbuchtung des Ektoderms zusammendrängen und so das somatische Coelomblatt (*som.Bl.*) bilden (Abb. 9d). Die Zellen der unteren Schicht folgen der Aufteilung der mittleren Schicht in einen rechten und linken Teil und ordnen sich unter diesen, ohne zunächst ihre abgeflachte Form aufzugeben, zur Bildung des visceralen Coelomblattes (*visc.Bl.*) an. Die untere Schicht, die an der Ausbreitungsbewegung nicht teilgenommen hat, verbindet rechte und linke Hälfte des somatischen Blattes. So leitet der Vorgang der Unterlagerung schrittweise in den der Coelombildung über.

Abb. 9a—d. Unterlagerungsvorgang, dargestellt auf Querschnitten durch die Mitte des Th. I. Zeich. ap. 1:280. a Stad. 23. Beginnende Schichtung der Zellen in segmentale Mesentodermhaufen. b Stad. 25. Ausbreitung der mittleren und unteren Schicht. c Stad. 27. Unterlagerung fast vollendet. Beginnende Epithelbildung. d Stad. 28. Ausbildung der Coelomepithelien.

Ein erster Schritt führt zur *Invagination der Segmente* der Mittelplatte (Invaginationswulst) (Abb. 7 b, c). Ein zweiter Schritt führt zur Bildung

eines in der Längsrichtung gegliederten *Mesentodermhaufens* (Abb. 7d). Ein dritter Schritt führt zur Anordnung der Mesentodermzellen in *drei Schichten* (Abb. 9a). Ein vierter Schritt führt zur *Ausbreitung der mittleren und unteren Mesentodermschicht* (Abb. 9b), ein fünfter nach vollendeter Ausbreitung zur *Bildung des Coelomepithels* (Abb. 9c, d).

Obwohl sich jeder neue Entwicklungsschritt aus dem Vorhergehenden verstehen läßt, bereitet es doch wiederum große Schwierigkeiten, die Materialverschiebung des Mesentoderms nach vollendeter Unterlagerung auf die Ausgangsordnung der Mittelplatte zurückzuführen. Diese Schwierigkeiten beruhen auf folgenden Umständen: 1. macht die Auflösung der spezifischen Zellformen bei der Haufenbildung es unmöglich, das Schicksal der einzelnen Zellen der Mittelplatte auf Schnittbildern zu verfolgen; 2. kann die Materialgeschichte auch nicht mit Hilfe quantitativer Methoden rekonstruiert werden, weil bei der Haufenbildung eine unkontrollierbare Zellverschiebung stattfindet und zwar so, daß (wie aus Tabelle 4 hervorgeht), selbst unter Annahme einer völlig synchronen Vermehrung

Tabelle 4. Verteilung der Zellen des unteren Blattes im Stadium 24.

		Obere Schicht		Mittlere Schicht		Untere Schicht		Gesamtzahl
		V	M	V	M	V	M	
Th. I	vorderes Drittel	1—4	3,2	6— 9	6,2	0—5	2,9	12,3
	mittleres Drittel	2—5	3,6	4—10	10,3	2—6	5,6	19,5
	hinteres Drittel	1—5	3,0	4— 9	7,4	2—5	2,4	12,8
Th. II	vorderes Drittel	2—4	3,2	6— 9	8,2	0—5	2,4	13,8
	mittleres Drittel	4—5	4,2	8—14	10,8	4—7	5,2	20,2
	hinteres Drittel	1—5	3,8	8—13	10,0	2—5	3,8	17,6
Th. III	vorderes Drittel	2—3	2,8	6—11	8,8	3—5	3,3	14,9
	mittleres Drittel	3—5	3,8	8—11	9,8	3—7	4,8	18,4
	hinteres Drittel	2—4	3,4	7—10	8,1	0—6	3,2	14,7

Tabelle 4. Verteilung der Zellen des unteren Blattes im Stadium 24 bei beginnender Unterlagerung. An 5 Keimen wurde der Zellanteil der mittleren, oberen und unteren Schicht für vorderen, mittleren und hinteren Teil jedes Thoraxsegmentes festgestellt. V: Variationsbreite der Zellanzahl, M: Mittelwert. Wenn Mittelplatte 8 Zellen breit, so müßten nach synchroner Vermehrung aller Zellen und Ausbreitung auf dem kürzesten Wege zum Ektodermrand gleichförmig etwa 16 Zellen auf jedem Querschnitt zu erwarten sein. Der Zellanteil dieser Schicht ist in der Mitte des Segmentes größer als davor und dahinter. Die Gesamtzahl aller Zellen pro Querschnitt ist in der Mitte aller Segmente größer, davor und dahinter kleiner als der Erwartung entspricht; mit beginnender Unterlagerung werden die segmentalen Mesentodermhaufen in allen drei Richtungen gegliedert.

aller Zellen der Mittelplatte, die Zellanteile der einzelnen Schichten in den verschiedensten Querschnittregionen quantitativ weder untereinander in einem konstanten noch zum Ausgangsmaterial in einem einfachen geraden Verhältnis stehen. Allein es ist möglich, auf Grund folgender allgemeiner Erwägungen Anhaltspunkte für die mutmaßliche Materialverteilung bei der Ausbreitung des unteren Blattes zu bekommen. Auf Grund der fächerförmigen Anordnung der Zellen im Invaginationswulst werden dessen mittlere Zellen mehr die medialen, die seitlichen Zellen

vorwiegend die lateralen Teile des Mesentodermhaufens bilden. Da die Mitosen in Richtung der Längsachse der Zellen, also radial erfolgen und die Zellvermehrung zum Teil noch im Invaginationswulst einsetzt, so ist wahrscheinlich, daß an der Bildung der mittleren, oberen und unteren Schicht jeweils Abkömmlinge aller Zellen der Mittelplatte teilhaben, wenn auch die Abkömmlinge der mittleren Zellen sich mehr am Aufbau der unteren Schicht beteiligen werden. Dagegen ist unwahrscheinlich, daß in der Mittelplatte schon eine Anordnung getroffen ist, die die Verteilung einzelner bestimmter Zellen auf die verschiedenen Schichten bewirkt. Vielmehr ist zu erwarten, daß im Rahmen der geschilderten räumlichen Beschränkungen bei der Haufenbildung eine gewisse Umordnung der Zellen möglich sein wird. Daß dabei die Form des Mesentodermraumes eine Rolle spielt, scheint außer Zweifel. Wieweit dessen Formung bei der folgenden Ausbreitung der Zellen eine Rolle spielt, ist nicht zu entscheiden.

Mit der Schichtenbildung und Ausbreitung des unteren Blattes ist eine *Zellumformung* verbunden. Die Zellen des Mesentodermhaufens haben helles, homogenes Plasma und keine bestimmte Form. Ihre Kerne sind rund. Bei der Epithelbildung nehmen die Zellen eine zylindrische Form an. Ihr Plasma färbt sich stark und zeigt Granulation. Die Kerne werden lang oval. — Diese Umformungen treten *im Laufe der Unterlagerung* allmählich auf.

b) Das Stadium der Körpergrundgestalt. Noch während in der Thoraxregion die eben geschilderten Vorgänge ablaufen, wächst die abdominale Segmentbildungszone unter ständiger Abgliederung weiterer Segmente auf der Dorsalseite des Eies entlang. Nach einer Entwicklungszeit von 30 Stunden hat das Abdomenende zwar noch nicht seine größte Länge erreicht, aber die Segmentierung ist dann vollendet. Alle Körperabschnitte sind in ihrer Grundform angelegt und die drei Keimblätter als allgemeine Grundlage der Organbildung vollständig gesondert. Im Ektoderm hat die Ausbildung einzelner Organe bereits begonnen, im Mesoderm steht sie unmittelbar bevor. Die äußeren Formen der Körpergrundgestalt, wie sie die Abb. 3d darstellt, werden durch den Entwicklungszustand des Ektoderms bestimmt. Alle Körperanhänge sind deutlich ausgestülpt und beginnen, ihrer Bedeutung gemäß, sich unterschiedlich zu formen, ohne daß an dem Grad ihrer Ausbildung die Zeitordnung, nach der sie nacheinander angelegt worden sind, noch irgendwie erkennbar ist. Am vorderen und hinteren Ende des Keimstreifs sind die ektodermalen Anlagen des Darmsystems sichtbar geworden.

Die Ausbildung spezifischer histologischer Strukturen ist, wie ein Querschnitt durch das hintere Drittel des III. Thoraxsegmentes zeigt (Abb. 10), im medialen Teil des Ektoderms stärker ausgeprägt als im lateralen. In der Mitte bilden die Abkömmlinge der Zwischenstreifen den Mittelstrang (*Mi.*) des Nervensystems. In den seitlich daneben liegenden Neuralwülsten hat sich eine neurogene innere Schicht von einer äußeren dermatogenen Schicht (*derm.Sch.*) getrennt. Die neurogene Schicht wird aus vier nebeneinander liegenden Reihen von Neuroblasten gebildet. Die histologische Struktur der lateralen Ektodermteile läßt weder den

Randteil vom Extremitätenepithel trennen noch die Anlage weiterer ektodermaler Organe erkennen. Im unteren Blatt ist mit der Trennung der Schichten die Aufgliederung in seitlich nebeneinander liegende Teile vollzogen; ein über den Ganglien liegender, in der Längsrichtung durchgehender mittlerer Streifen von Zellen bildet das Entoderm (*en.*); das zu beiden Seiten angrenzende Mesoderm ist zur Coelombildung (*Coel.*) fortgeschritten. Zwei gleichmäßig gegeneinander gewölbte Epithelien schließen den linsenförmigen Coelomraum zwischen sich ein. Das untere Epithel, das dem Ektoderm anliegt, wird vom somatischen Blatt (*som.Bl.*), das obere, das dem Dotter anliegt, vom visceralen Blatt

Abb. 10. Stad. 30. Körpergrundgestalt. Querschnitt durch das hintere Drittel des Th. I. Zeich.ap. 1/473. Sonderung des unteren Blattes in Entoderm und Mesoderm. Im entodermalen Mittelstreif beginnende Differenzierung von Blutzellen. Im Mesoderm allgemeine Epithelbildung als Grundlage der mesodermalen Organsonderung. Im Ektoderm Differenzierung des Gangliensystems, Randteil undifferenziert.

(*visc.Bl.*) gebildet. Beide Blätter sind ursprünglich gleich dick und gehen medial und lateral ineinander über.

Von der geschilderten Form der Coelome nimmt die Sonderung der mesodermalen Organe ihren Ausgang. Aber nur im Raum zwischen dem zweiten Maxillarsegment und dem zweiten Thoraxsegment haben sie ihre typische Form erreicht. In den Abdominalsegmenten wird die Form der Coelome um so flacher und spaltförmiger, je weiter hinten die Segmente liegen. Vom fünften Abdominalsegment ab ist die Bildung des visceralen Blattes, im letzten die Unterlagerung noch nicht vollendet. So prägt sich die Zeitordnung der Blastodermsonderung im Stadium der Körpergrundgestalt im Ausbildungsgrad der Coelome aus.

Im Stadium der Körpergrundgestalt ist der Keimstreif von vorn nach hinten, von innen nach außen, von der Mitte nach den Seiten in der allgemeinsten Form gegliedert. Im Ektoderm hat die Organbildung bereits begonnen, im Entoderm und im Mesoderm steht sie unmittelbar bevor.

VI. Die Raumzeitordnung der Organentwicklung.

1. Überblick über die Veränderungen der Körpergestalt.

Im Verlauf der Organentwicklung bilden sich aus der Grundgestalt die endgültigen Körperformen des Embryo folgendermaßen heraus: Der Keimstreif wächst in die Breite und umfaßt mit seinen Seiten das Dottersystem. Die Kiefersegmente beteiligen sich am Aufbau des Kopfes. Das Abdomen verlagert sich auf die Ventralseite. Die Extremitäten gliedern und strecken sich und nehmen ihre endgültige Lage ein. Auf der Abb. 11 ist der Ablauf dieser Vorgänge dargestellt. Durch verschiedene Linien ist die Lage einzelner Körperteile im Verhältnis zur Eilänge gekennzeichnet. Einzelne schematische Abbildungen von verschiedenen Entwicklungsstadien veranschaulichen die Bedeutung der Linien. Die ausgezogenen Linien bringen die Konzentration der Kiefersegmente und die entsprechende Verlagerung des Thorax zum Ausdruck. Die Verlagerung des Abdomenendes von der dorsalen auf die ventrale Seite kann an der oberen Kurve —·—·— verfolgt werden. Diese Umrollung des Abdomens kommt unter Verkürzung aller Segmente und S-förmiger Krümmung des ganzen Keimstreifs zustande und geht mit der Konzentration der Kiefersegmente Hand in Hand. Die darauffolgende Streckung des Abdomens geht sehr schnell vor sich. Entgegengesetzt zu der Richtung, in der sich das Abdomenende auf die Ventralseite umbiegt, verläuft das Wachstum des Proktodaeums. Seine jeweilige Länge kann an dem Abstand zwischen den beiden gestrichelten — - — - Linien abgelesen werden. Als Anhaltspunkt für die Streckung der Körperanhänge diente die Lage der Antennen, der ersten Maxillen und der dritten Thorakalbeine. Da aber alle Körperanhänge zuerst auf die ventrale Mitte zu wachsen — und

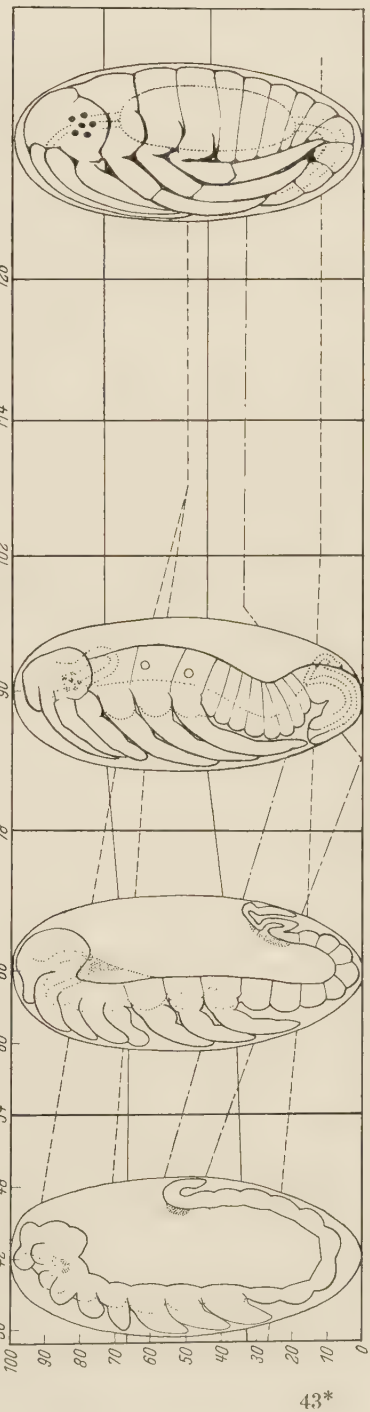


Abb. 11. Graphische Darstellung der Veränderungen der Körpergestalt während der Organentwicklung. Abszisse: Zeit (die Zahlen kennzeichnen die Untersuchungsstadien nach Entwicklungsstd. von der Eiablage an gerechnet). Ordinate: Längsachse des Eies. Einzelne Stadien durch schematisierte Längsschnitte veranschaulicht. Zeich.ap. 1/41. Die Linien geben die Lage einzelner Körperteile im Verhältnis zur Eilänge an. Erklärungen im Text.

zwar die oberen mehr als die unteren — und ferner ihre Basis sich mit dem Breitenwachstum zunehmend von der Mediane entfernt, so ist ihre Streckung in Wirklichkeit größer, als das verwendete Maß anzuzeigen vermag. Dennoch fügen sich die unter seiner Verwendung gewonnenen Verhältnisse dem allgemeinen Bild ein, nachdem alle sichtbaren Gestaltungsbewegungen des Embryo nach einer Entwicklungszeit von etwa 102 Stunden beendet sind. Danach verändert sich das Äußere des Embryo weiterhin bis zum Schlüpfen durch Ausbildung bestimmter Chitinstrukturen, Pigmentierung und Ausbildung des Dorsalgefäßes, das unter der Rückwand durchschimmert. Auf diese Veränderungen soll nicht weiter eingegangen werden. Sie dienten, zusammen mit den in der Abb. 11 dargestellten Merkmalen, zur Beurteilung des Entwicklungszustandes der Embryonen. Im Zeitraum der Organentwicklung wurden *12 Stadien* festgelegt; die 6 ersten in Abständen von 6, die

Abb. 12. Larve im ersten Stadium. Nach dem Leben. Zeich.ap. 1/45.

übrigen in Abständen von 12 Stunden. In der Abb. 11 ist auf die Abbildungen der betreffenden Stadien hingewiesen. Die Stadien sind mit der Stundenzahl der Entwicklungszeit — gerechnet vom Zeitpunkt der Eiablage — bezeichnet.

2. Die Anordnung der Organsysteme.

Im Rahmen dieser äußeren Umwandlungen der Körpergestalt entwickeln sich die einzelnen Organsysteme in einer Anordnung, die am klarsten an der *Organisation der geschlüpften Larve* dargestellt werden kann. Durch die Entfaltung der Hautbildungen, der Streckung des Körpers und durch seine Haltung bekommt das handlungsfähige Tier gegenüber dem in die Eihülle eingeengten Embryo ein ganz anderes Gepräge. Auf Abb. 12 tritt die Ungleichwertigkeit der Körperabschnitte — Kopf, Thorax, Abdomen — und die Gleichförmigkeit der Abdomensegmente gegenüber der Verschiedenheit der Thoraxsegmente auffallend hervor. Das erste Thoraxsegment ist kleiner als das zweite, das dritte wiederum größer als dieses. Weitere Verschiedenheiten finden sich in der Zahl und Anordnung der Borstenhöcker. Ihrer Form nach gleichen die hinteren stigmentragenden Thoraxsegmente einander mehr als dem ersten. Die Thoraxextremitäten sind gleichförmig. Von den abdominalen Segmenten trägt

jedes mit Ausnahme der beiden letzten zwei dorsale und zwei seitliche Borstenhöcker und jederseits ein Stigma. Nach hinten nehmen sie bei gleichbleibender Länge gleichmäßig an Höhe und Breite ab. Der vordere Teil des Abd. I ist mit dem Th. III verschmolzen.

Am Kopf ist die aus dem Kopflappen gebildete obere Kopfkapsel — mit Stemmata, Antenne und Oberlippe — deutlich von der Kinnregion unterscheidbar, deren frühere Segmentierung sich in der Lage der Kieferextremitäten zu erkennen gibt; diese sind zu spezialisierten Mundwerkzeugen umgebildet. In das allgemeine Bild dieser äußeren Organisation fügt sich das der inneren folgendermaßen ein: Der äußeren Segmentierung entspricht eine strenge innere Metamerie des Nerven- und Muskelsystems. Gleichförmig wiederholt sich in jedem Segment die symmetrische Anordnung von Ganglien, von längsverlaufenden dorsalen und ventralen und von schräg verlaufenden dorsoventralen Muskelzügen. Die Thoraxsegmente erhalten außerdem einen komplizierten Bewegungsapparat für die Extremitäten, dessen Bau in den Grundzügen in allen Segmenten gleichförmig ist. Das Dorsalgefäß bildet einen einfachen Schlauch und ist im Abdomen mit segmentalen Ostien versehen. Gegenüber den Thoraxsegmenten sind die Abdominalsegmente weiterhin durch den Besitz von Oenocyten und Geschlechtsorganen ausgezeichnet. Der Mitteldarm liegt teils im Raum der letzten Thorax-, teils im Raum der ersten Abdomensegmente. Der Enddarm schließt an ihn an, ohne zunächst mit ihm zu kommunizieren. Der Vorderdarm stellt seine Verbindung mit dem Mund her. Die Mitteldarmmuskulatur hat ihre ursprüngliche segmentale Anordnung aufgegeben, ebenso wie das Fettgewebe, das die Leibeshöhle gleichmäßig erfüllt.

In den Grundzügen stimmt die innere Organisation des Thorax mit der des Abdomens überein. *Im Abdomen* ist das *Mesoderm* durch die Bildung von Geschlechtsorganen[1] *qualitativ reicher*, *im Thorax* besonders auf Grund der Entwicklung der Extremitätenmuskulatur *quantitativ reicher* ausgebildet. Dieser Umstand läßt erwarten, daß die morphologischen Beziehungen zwischen Ektoderm und Mesoderm, wie sie sich in der übereinstimmenden Metamerie zwischen der Haut und dem Muskelsystem zeigen, in der thorakalen Region in besonders typischer Weise hervortreten. Da außerdem die Thoraxsegmente in der mittleren Eiregion liegen und dadurch die Herstellung genauer Querschnitte möglich ist, so wurde die Entwicklung der Organsysteme besonders eingehend in den Thoraxsegmenten untersucht.

Nach dieser allgemeinen Beschreibung soll die *Anordnung der Organe*, wie sie in *den Thoraxsegmenten* vorliegt, im einzelnen dargestellt werden. Abb. 13 zeigt die rechte Hälfte eines Querschnittes durch das dritte Thoraxsegment einer eben geschlüpften Larve. Die von einer einschichtigen,

[1] Die Bildung der Geschlechtsorgane ist bei den folgenden Untersuchungen nicht berücksichtigt worden.

ungleichmäßig dicken Epidermis (*Epid.*) gebildeten Chitinstrukturen (*Cut.*) geben dem Bild die äußere Begrenzung und lassen in ihren Umrissen ventral den Anschnitt des Sternums, seitlich den der Subcoxa und des Trochanter, und in der tergalen Region die Anschnitte des seitlichen und des dorsalen Borstenhöckers erkennen. In den Borstenhöckern fallen die großen, dunkelgefärbten Borstenbildungszellen (*l. B.*) auf. Eine nach

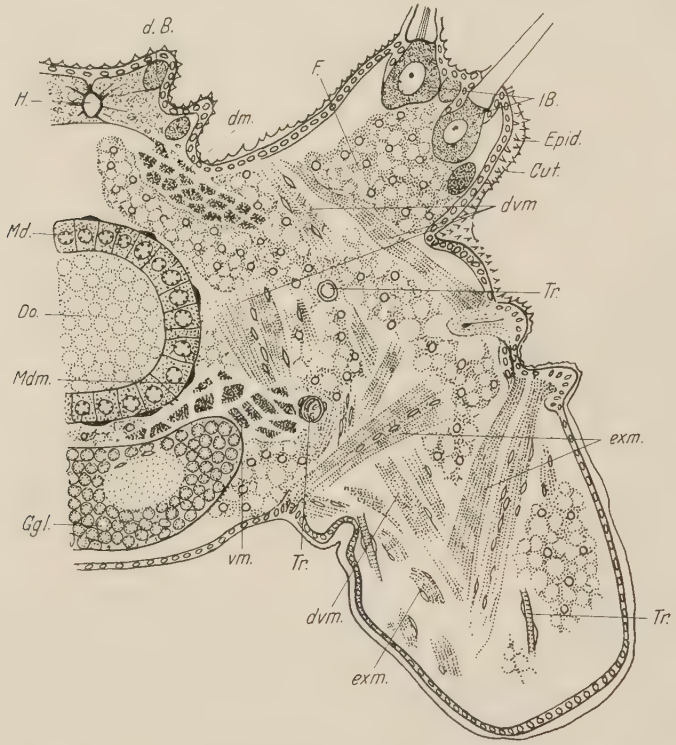


Abb. 13. Querschnitt durch das hintere Drittel des Th. III einer eben geschlüpften Larve, schematisch. Zeich.ap. 1/300.

innen eingestülpte Epidermisfalte scheidet das Endoskelet aus. Das Ganglion liegt ventral, losgelöst vom äußeren Epithel, in der Leibeshöhle und schickt einen Nerven seitlich in die Extremität. Vom Tracheensystem (*Tr.*) sind die Anschnitte des ventralen Hauptstammes zu sehen. Unter den mesodermalen Organen ist das Muskelsystem besonders reich entwickelt. Weil es praktisch nicht möglich ist, die Anschnitte der Muskelfasern in allen Fällen bestimmten Muskeln zuzuordnen, muß es für die Zwecke der vorliegenden Arbeit genügen, die einzelnen Muskeln in Gruppen zusammenzufassen und die angeschnittenen Fasern nach ihrer Zugehörigkeit zu einer dieser Gruppen zu bestimmen. Folgende Muskel-

gruppen sind mit Sicherheit zu unterscheiden: ventrale Längsmuskeln (*vm.*) ,Extremitätenmuskeln (*exm.*), Dorsoventralmuskeln (*dvm.*), dorsale Längsmuskeln (*dm.*). Als Extremitätenmuskeln werden alle sternalen und pleuralen Beinmuskeln und die Coxalmuskeln zusammengefaßt. Als Dorsoventralmuskel werden alle Muskelzüge bezeichnet, die segmental oder intersegmental vom Subcoxalring oder vom Trochanter-Femur zum Tergum verlaufen.

An den Ansatzstellen fällt die innige Verbindung der Muskeln mit dem Ektoderm auf. Eine ähnliche Beziehung besteht zwischen Ektoderm und Dorsalgefäß. Der Aufbau des Herzrohres (*H.*) aus zwei dorsalen Anlagen zeigt sich im Querschnitt in der symmetrischen Anordnung einzelner Kerne und Muskelfibrillen, durch die das Dorsalgefäß einerseits mit dem Ektoderm, andererseits mit dem parakardialen Gewebe (*pc.F.*) und dem Septum in Verbindung steht. Der Fettkörper (*F.*) füllt den Raum zwischen Haut und Darmsystem aus. Es läßt sich auf dem Schnitt unter dem Ganglion ein ventraler Teil des Fettgewebes, in den Borstenhöckern ein dorsaler Teil von einem seitlichen, der sich zum Teil noch in den Trochanter erstreckt, unterscheiden. — Vom Darmsystem ist der Mitteldarm (*Md.*) getroffen, der noch den restlichen Dotter (*Do.*) enthält. An seiner Peripherie kann man, allerdings nur mit Mühe, zwei Lagen glatter Muskelfasern (*Mdm.*) erkennen. — Diese spezifische Anordnung der Organsysteme tritt durch eine entsprechende spezifische Struktur ihrer Gewebe hervor, deren Verschiedenartigkeit auch auf der Abbildung so deutlich zum Ausdruck kommt, daß in diesem Zusammenhang nicht weiter darauf eingegangen zu werden braucht.

Der morphologische *Entwicklungszusammenhang zwischen* der Organisation *der Körpergrundgestalt und dem Stadium der vollendeten Organausbildung* kann durch einen Vergleich beider Organisationsstufen mit einem Zwischenstadium bereits in seinen Grundzügen aufgezeigt werden. Abb. 14 gibt eine Anschauung vom Entwicklungszustand der Organe eines 78 Stunden alten Keimstreifs. Der Schnitt ist durch die gleiche Region des dritten Thoraxsegmentes wie die auf Abb. 10 und 13 gezeigten Schnitte geführt, kann also unmittelbar mit ihnen verglichen werden. In diesem Stadium sind alle Organe vorhanden, nur im Gegensatz zu den vorher beschriebenen Stadien unfertig und gleichsam unentfaltet. Sie liegen dicht gedrängt in der Leibeshöhle, deren Raum vom Dotter und den Körperseiten eng begrenzt ist. Der Embryo steht kurz vor dem Rückenschluß. Dem dorsalsten Punkt der Abb. 13 entspricht hier der seitlichste. Die Körperseiten sind stark verkürzt, aber in denselben Verhältnissen aufgeteilt wie im Endstadium. Während die Bauchhaut bereits deutlich Epithelform anzunehmen beginnt, werden die seitlichen Teile des Ektoderms von einem vielschichtigen Gewebe gebildet, in dem um einzelne Borstenbildungszellen herum das Material für die Borstenhöcker und darunter die Anlage des Tentoriums undeutlich abgegrenzt liegen. Die

Muskelzellen sind zu Gruppen und Zügen zusammengeschlossen, deren Lage untereinander und im Verhältnis zum Ektoderm ihrer späteren Anordnung entspricht. Ebenso kommt die Vollendung der späteren Anordnung der Organe in der Lage der Cardioblasten (*Cbl.*) am seitlichsten bzw. dorsalsten Punkt zu Ausdruck. Das Fettgewebe bildet einen geschlossenen Körper. Über ihm liegt die Anlage der Mitteldarmmuskulatur als ein

Abb. 14. Stad. 78. Th. III, hinteres Drittel. Querschnitt. Zeich.ap.1/600. Räumliche Trennung der Anlagen, ihre Anordnung entspricht der endgültigen, wie auf Abb. 13. Gewebe noch nicht ausdifferenziert, jedoch bereits nach strukturellen Besonderheiten gut zu unterscheiden.

bogenförmiger Streifen von Zellen, der an die Cardioblasten anschließt. Die Bildungszellen des Mitteldarmes liegen über dem Dotterspiegel, der den Epineuralsinus begrenzt. Von allen Organen ist nur das Ganglion sowohl in seiner Größe wie in allen sichtbaren Einzelheiten seiner Struktur vollständig ausgebildet. Sämtliche anderen Organe sind zwar nicht nur ihrer Lage nach, sondern auch durch Besonderheiten ihrer Gewebestrukturen gut voneinander unterscheidbar, allein diese Besonderheiten sind nicht in dem Maße ausgeprägt wie im Endstadium. So können also zwei allgemeine Feststellungen getroffen werden: *1. die spätere Anordnung der Organe ist in den Grundzügen vor deren histologischer Ausgestaltung*

vorhanden, 2. zugleich mit der Bereitstellung bestimmter Zellgruppen für die verschiedenen Organe sind Besonderheiten der Zellstrukturen herausgebildet.

Wenn man die *Anordnung der gesonderten Organe*, wie sie auf der geschilderten Abbildung zum Ausdruck kommt, mit der *Anordnung der Keimblätter* im Ausgangsstadium der Körpergrundgestalt vergleicht, so ergeben sich zwischen beiden Organisationsstufen bestimmte morphologische Beziehungen. Wie Abb. 10 zeigt, ist das Ektoderm vom Mesoderm unterlagert. Ein mittlerer Teil über dem Ganglion grenzt sich bereits als Entoderm gegenüber dem Mesoderm ab. Dieses bildet zwei Schichten, eine, die dem Ektoderm unmittelbar anliegt und sowohl die Extremitäten als auch die Körperseiten bekleidet, und eine zweite, die sich dem Dotter anschmiegt. Beide gehen lateral und medial ineinander über. Die Stelle, an der sich beide Schichten seitlich verbinden (*Coel.Rd.*), liegt zugleich dem Rand des Ektoderms (*Ekt.Rd.*) an. — Entsprechende Verhältnisse finden sich im Stadium der vollständig gesonderten Organlagen wieder (vgl. Abb. 14). Auch hier bildet das Ektoderm eine morphologische Einheit, soweit man von der Absonderung des Ganglions absieht. Die Grenze zwischen einem zellfreien Raum über dem Ganglion und einem von vielen Zellen erfüllten Raum seitlich davon entspricht der ehemaligen Grenze zwischen Entoderm und Mesoderm. In der Anordnung der mesodermalen Organe ist eine äußere und eine innere Organgruppe zu unterscheiden. Die äußere umfaßt alle Anlagen der quergestreiften Muskulatur, die innere das Fettgewebe und die Anlage der Mitteldarmmuskulatur. Die Organe der äußeren Gruppe liegen in diesem Stadium noch dem Ektoderm an und treten mit ihm an bestimmten Stellen in enge Verbindung. Die Gewebe der inneren Gruppe treten mit dem Ektoderm nicht unmittelbar in Beziehung. Die Mitteldarmmuskulatur liegt dem Dotter an und führt seitlich zur Herzanlage, die wiederum an die Anlagen der äußeren Gruppe anschließt. Die Herzanlage steht mit dem äußersten Ektodermrand in Verbindung. Ihre Lage entspricht der Stelle, an der in der Körpergrundgestalt die Coelomblätter ineinander übergehen. Die Lage der inneren Organgruppe entspricht der Lage des visceralen, die der äußeren Organgruppe der Lage des somatischen Mesodermblattes. *In der besonderen Anordnung der einzelnen Organe ist also die allgemeine Anordnung der Coelomblätter enthalten.*

Zusammenfassend lassen sich die drei beschriebenen Stadien folgendermaßen kennzeichnen: im Stadium der Körpergrundgestalt ist innerhalb eines jeden Segmentes mit der symmetrischen Aufteilung in eine rechte und linke Seite eine Anordnung medialer und lateraler Teile nebeneinander und mit der Schichtung der Keimblätter eine Anordnung äußerer und innerer Teile übereinander verbunden. Diese Anordnung ist nur insofern noch allgemein, als weder in der Richtung von medial nach lateral noch in der von außen nach innen eine morphologische Aufgliederung in endgültige Verschiedenheiten erfolgt ist.

Eine solche ist erst im Stadium der vollendeten Sonderung der Organe vollzogen, jedoch nur im Hinblick auf deren Anordnung, die der endgültigen entspricht, nicht aber in bezug auf die bereits sichtbaren Besonderheiten der Gewebeausbildung der einzelnen Organe. Denn die Besonderheiten der Gewebestrukturen zeigen ihre vollendete Ausprägung erst dann, wenn im Zusammenhang mit der Entfaltung der Organanordnung der funktionsfähige Zustand des gesamten Tierkörpers erreicht ist.

So gibt sich also *auf Grund* dieser *morphologischen Beziehungen folgender Entwicklungszusammenhang* zu erkennen: 1. Durch Aufgliederung einer *allgemeinen Ordnung der Keimblätter* entsteht eine *spezifische Anordnung einzelner Organanlagen*. 2. Auf der Grundlage dieser besonderen Anordnung werden *spezifische Gewebestrukturen* ausgebildet. 3. Da die besonderen Organe sich aber bereits in allen Einzelheiten ihrer Gewebestrukturen unterscheiden, so muß ein *Zusammenhang zwischen Organsonderung und -differenzierung* bestehen.

Damit sind folgende Fragen angedeutet: Die Frage nach dem Verlauf der Organsonderung, die nach dem Verlauf der Gewebedifferenzierung und die Frage nach den Beziehungen zwischen beiden Vorgängen. Alle drei Fragen sollen im folgenden getrennt nacheinander behandelt werden.

3. Der raumzeitliche Ablauf der Organsonderung.

a) Sonderung der Organe in der Rechts-Links-Achse. Ebenso wie die Segmente der Körpergrundgestalt sich aus dem Blastoderm nach dem Gesetz einer bestimmten Raumzeitordnung herausbilden, verläuft auch die Sonderung der Organe innerhalb der Segmente in einer streng gesetzmäßigen raumzeitlichen Ordnung: Sowohl im Mesoderm wie im Ektoderm schreitet die Sonderung von der Mitte des Keimstreifs nach den Seiten fort, so daß in beiden Keimblättern die ventralen Organe vor den dorsalen entstehen und jederzeit weiter entwickelt sind als diese. Die *Entwicklung des Mesoderms* nach diesem Prinzip tritt *in den Thoraxsegmenten* besonders auffallend hervor, weil in ihnen das Mesoderm mengenmäßig besonders reich ausgebildet wird. Die Entwicklung *des Ektoderms* ist dagegen *besser im Abdomen zu verfolgen*, weil hier das Ektoderm durch die Ausbildung von Abdominaldrüse und Oenocyten qualitativ reicher differenziert ist als in der Thoraxregion. Im folgenden soll die Organsonderung in den einzelnen Stadien im ersten Thoraxsegment und im ersten Abdominalsegment im einzelnen besprochen werden, und zwar an Hand von Schnitten, die jeweils durch die Mitte der betreffenden Segmente gelegt sind. Auf den Abbildungen ist jeweils nur die rechte Hälfte des Schnittes dargestellt.

Stadium 36 (vgl. Abb. 15a, b).

I. Thoraxsegment (Abb. 16). *Im Ektoderm* ist die Gliederung in Neural- und Extremitätenbereich deutlich ausgeprägt. Die Körperseiten sind gegenüber dem Extremitätenepithel noch nicht scharf abgesetzt. In der Neuralregion beginnen die Zellen des Mittelstranges unter zunehmender Verschmälerung in die Länge zu wachsen. Im seitlich angrenzenden Teil des Ganglions ist die Trennung von neurogener und dermatogener Schicht vollendet. In der neurogenen Schicht

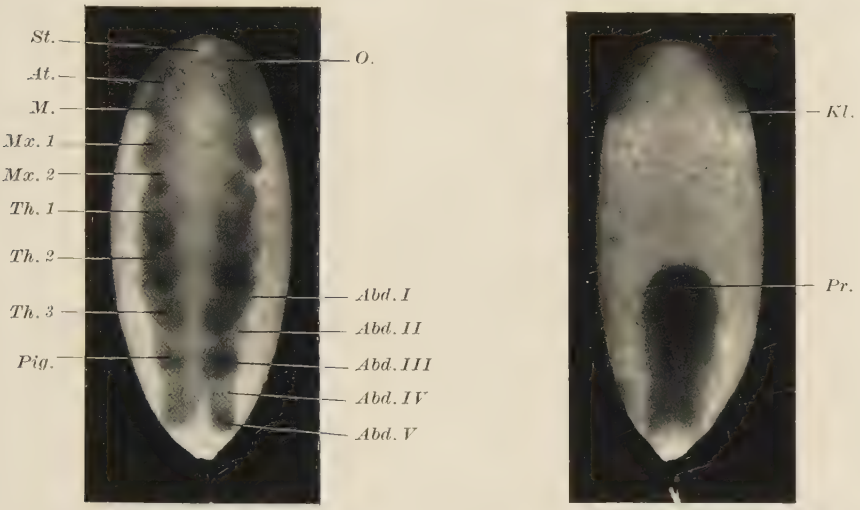


Abb. 15. Stad. 36. Phot. des lebenden Keimes. 1/58. (*B.*). a Ventralansicht, b Dorsalansicht. Im Vergleich zu Abb. 4 d; Konzentration der Segmente nach vorn, Ausbuchtung und unterschiedliche Formung der Körperanhänge. Erste Pigmentstreifen, ektodermale Darmanlagen von außen sichtbar, Proktodaeum und Abdomenende pigmentiert. Von dorsal besonders gut zu sehen: Gleichmäßige Verteilung der Vitellophagen, beginnende Dotterfurchung.

liegen vier Neuroblasten nebeneinander. Diejenigen, die an den Mittelstrang grenzen, sind größer als die seitlichen und beginnen Ganglienzellen zu sprossen. Die seitlichen Teile der dermatogenen Schicht haben sich mit den angrenzenden Zellen des Extremitätenepithels zu einem „Zwischenstück" verbunden. An dieser Stelle sind die Zellen anders angeordnet als im gleichmäßig dicken Extremitätenepithel.

Im *unteren Blatt* hebt sich als *Entoderm* ein durchgehender, gleichmäßig breiter Streifen von Zellen ab, die sowohl durch ihre Größe, als auch durch die starke Wölbung ihrer dem Dotter zugewandten Flächen bereits deutlich verschieden sind von den seitlich angrenzenden des *somatischen Blattes*. Dieses hat sich unter zunehmender Vergrößerung als gleich-

mäßiges Epithel dem Ektoderm eng angeschmiegt. Seitlich der Ganglienanlage lösen sich einige Zellen aus dem Epithelverbande heraus und häufen sich am Ort ihrer Entstehung an. Ebenso lösen sich Zellen aus der Extremitätenauskleidung heraus und wandern in das Extremitätenlumen ein. Dieses ist auf dem dargestellten Schnitt nicht in seiner ganzen Länge getroffen, jedoch zeigen entsprechende Längsschnitte, daß die erwähnte Zellsprossung sich in diesem Stadium auf die Extremitätenbasis beschränkt und auch dort nicht so weit fortgeschritten ist wie neben

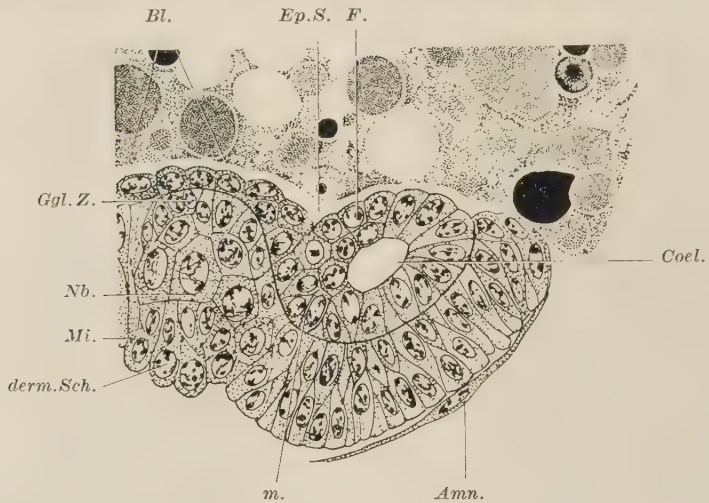


Abb. 16. Stad. 36. Querschnitt durch Mitte Th. I. Zeich.ap. 1/600. Im Vergleich zu Abb. 10; Ganglion und Extremitätenanlage durch Formung voneinander abgesetzt. Sprossung von Ganglienzellen. Beginnende Differenzierung der Mesodermepithelien: im somatischen Blatt sondern sich Muskelbildungszellen, im visceralen Fettzellen ab. Beide Blätter beginnen sich an der medianen Verbindungsstelle voneinander zu lösen.

den Ganglien. — Durch das Auswachsen der Keimstreifränder und durch die Ausstülpung der Extremität ist das Coelom vergrößert worden. *Das viscerale Blatt* hat sich nicht in entsprechendem Maße wie das somatische dieser Vergrößerung angepaßt. Die Folge ist, daß sich beide Coelomblätter an ihrer medialen Verbindungsstelle voneinander lösen. Damit ist die einseitige Begrenzung des Coeloms unterbrochen. Diese Lücke wird zuerst in der Segmentmitte ausgebildet. Sie ist in diesem Stadium auf die Segmentmitte beschränkt und vergrößert sich später von da aus zunehmend auf die vordere und hintere Segmentgrenze zu. Auf dem gezeigten Schnitt ist der Beginn dieses Vorganges gerade angedeutet. Mit ihm wird zugleich ein weiterer eingeleitet, der in einer zunehmenden Auflösung des visceralen Epithels durch Sprossung besteht und dessen allererste Anfänge sich auf dem Schnitt in einer auffälligen Abrundung und Vergrößerung der medialsten Zellen des visceralen Blattes ankünden.

I. Abdomensegment. In diesem Segment ist der eben beschriebene Entwicklungszustand noch nicht erreicht.

Stadium 42 (vgl. Abb. 17a, b).

I. Thoraxsegment (Abb. 18). *Ektoderm.* Die Zellen des Mittelstranges beginnen dorsal die Ganglien seitlich zu umfassen. Die Sprossung von Ganglienzellen hat weitere Fortschritte gemacht. Das Ektoderm der Extremität und der Körperseiten wächst gleichmäßig weiter. Dabei ist

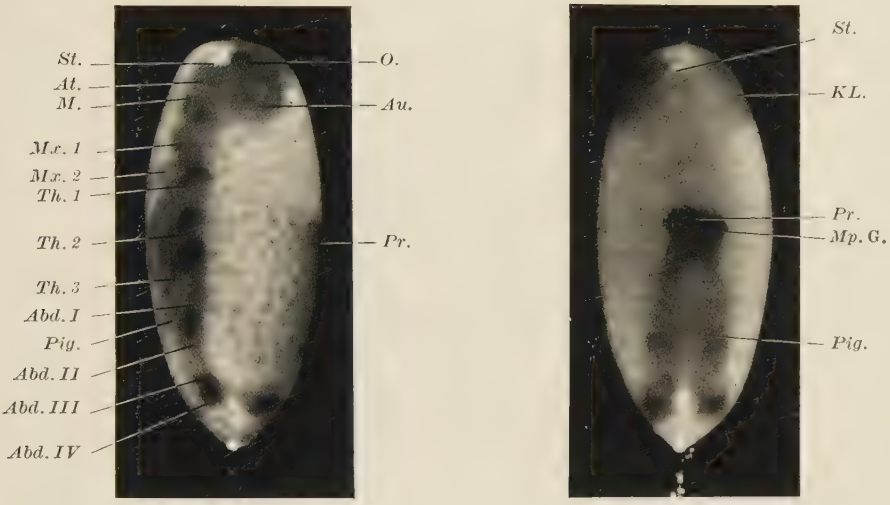


Abb. 17a, b. Stad. 42. Phot. 1/58. B. a Ventralansicht, b Dorsalansicht. Vgl. Abb. 11. Längsschnittschema. Im Vergleich zu Stad. 36, Abb. 15: Augenanlage, Bildung der MALPIGHIschen Gefäße, dorsale Abdomenstreckung vollendet, Dotterzellen schärfer abgegrenzt.

das Wachstum nicht auf eine bestimmte Stelle beschränkt, wie die gleichmäßige Verteilung zahlreicher Mitosen beweist. Im Seitenteil des Ektoderms hat sich eine Verdickung herausgeformt (*KL.*), in der jedoch einzelne Organanlagen nicht erkennbar sind. Im vordersten Teil des zweiten und dritten Thoraxsegmentes beginnt in diesem Stadium der mediale Teil der Körperseiten sich zur Tracheenbildung einzufalten.

Die *Entodermzellen* haben sich vergrößert, umgestaltet und zum Teil gelöst; seitlich liegen noch einige dem Ganglion an. Die losgelösten Entodermzellen geben sich durch zipfelförmig ausgezogene Enden des Plasmakörpers als Wanderzellen (*Bl.*) zu erkennen. Bereits in diesem Stadium lassen sich an ihnen die verschiedensten Formtypen unterscheiden, worauf jedoch erst in einem anderen Zusammenhang eingegangen werden soll.

Im *Mesoderm* hat die Zellsprossung in der Extremität große Fortschritte gemacht. Durch gleichmäßiges Wachstum hat *das somatische*

Blatt seine Form und seine Lagebeziehung im Verhältnis zum Ektoderm beibehalten. Jedoch beginnen die Mesodermzellen, die der seitlichen Ektodermverdickung anliegen, sich zu vergrößern und dabei in die Länge zu strecken (*Son.som.Bl.*). Diese Tendenz ist bei den medial gelegenen Zellen ausgeprägter als bei den seitlichen. Die Sprossung des *visceralen Blattes* ist im vollen Gange. Während einzelne Zellen am medialen Rande dieses Blattes sich loslösen und durch feinwabige Plasmastruktur als Fettzellenbildner zu erkennen geben, zeigen weiter seitlich gelegene

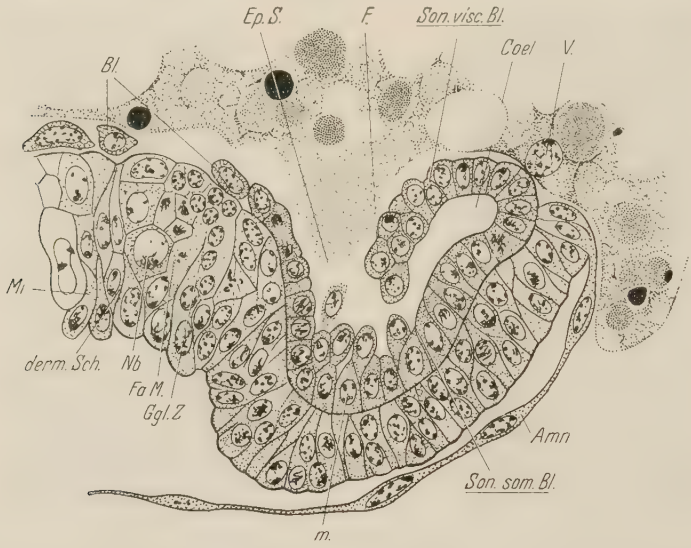


Abb. 18. Stad. 42. Querschnitt durch Mitte Th. I. Zeich.ap. 1/600. Im Vergleich zu Stad. 36, Abb. 16: Weitere Herausbildung der Körperseiten, Coelom kommuniziert mit Epineuralsinus, das visc. Blatt sondert weiter Fettzellen ab. Sonderung fortgeschritten bis zur Sonderungsstelle (*Son.visc. Bl.*). Das som. Blatt sondert weiter Muskelbildungszellen. Sonderung fortgeschritten bis zur Sonderungsstelle (*Son.som.Bl.*).

durch Vergrößerung der Kerne und Abrundung der dem Dotter anliegenden Zellflächen an, daß auch sie den gleichen Entwicklungsgang einschlagen werden (*Son.visc.Bl.*). Die umgewandelten Zellen bilden eine Traube, die in der Mitte des visceralen Blattes herabhängt und dadurch den Kanal verengt, der die Coelomhöhle mit dem durch fortschreitende Dotterauflösung entstandenen Epineuralsinus verbindet. Vor und hinter dieser Stelle ist das Coelom in diesem Stadium medial noch geschlossen. Die Sprossung von Fettzellen beginnt in der Mitte des Segmentes an der Stelle des visceralen Blattes, die der Mediane des Keimstreifs am nächsten liegt.

I. Abdomensegment (Abb. 19). Das *Ektoderm* hat seitlich neben dem Ganglion eine Ausstülpung herausgeformt, an deren distalem Ende die Zellen sich in das innere Lumen hinein verlängern. Dieser Auswuchs stellt

die Anlage einer rudimentären Extremität dar, die später zur Abdominaldrüse (*Abd.Dr.*) umgewandelt wird. Der seitlich angrenzende Ektodermteil ist scharf abgesetzt.

Die Entwicklung des *unteren Blattes* ist noch nicht so weit fortgeschritten wie im Thorax. Über dem Mittelstreifen haben sich einige Entodermzellen losgelöst, jedoch zeigen sie noch nicht die ausgeprägte Form von Wanderzellen. Drei auffallend kleine, der Innenfläche des Ganglions seitlich angrenzende Zellen (*en.*), die zum somatischen Blatt überleiten, geben durch keinerlei Anzeichen ihre künftige Bestimmung

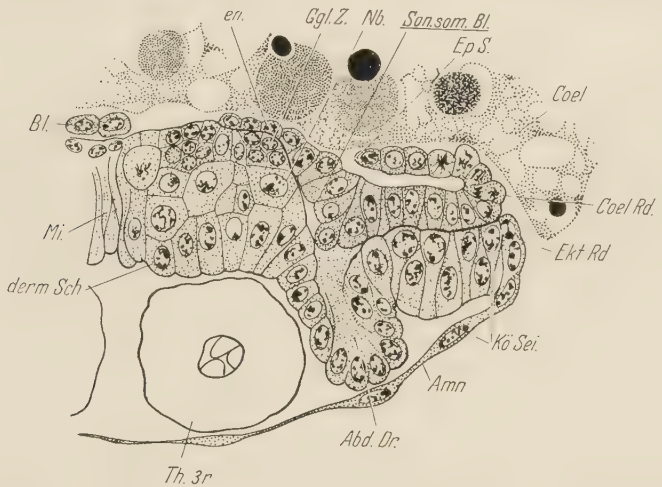


Abb. 19. Stad. 42. Querschnitt durch Mitte Abd. I. Zeich.ap. 1/600. Im Vergleich zum Th. I, Stad. 42. Abb. 20. Nur die medialsten Entodermzellen zu Blutzellen (*Bl*) differenziert. Sonderung hat im visc. Blatt noch nicht, im som. Blatt am medialen Ende gerade begonnen (*Son.som.Bl.*).

als Blutzellen zu erkennen, ganz im Gegensatz zu den entsprechenden im I. Thoraxsegment (vgl. Abb. 18, *Bl.*). Die Zellen des *somatischen Blattes* sind um so größer und höher, je weiter medial sie liegen. *Das viscerale Blatt* hat sich medial vom somatischen gelöst, zeigt jedoch an dieser Stelle noch keine Anzeichen einer beginnenden Absonderung von Fettzellen. An der seitlichen Übergangsstelle (*Coel.Rd.*) zwischen beiden Blättern sind auffallend viele Mitosen festzustellen, was darauf hindeutet, daß die allgemeine Vergrößerung der Coelomepithelien vorwiegend von dieser Zone her erfolgt.

Stadium 48.

I. Thoraxsegment (Abb. 20). *Ektoderm.* Während die Neuroblasten noch weitere Ganglienzellen sprossen, bilden die zuerst entstandenen bereits Fasermassen (*Fa.M.*) aus. Der Mittelstrang verlagert sich in demselben Maße, wie er die dorsale Fläche der Ganglien seitlich umwächst

und zieht die Zellen des ektodermalen Zwischenstückes nach sich. Diese umfassen das Ganglion ventral und schließen sich über der vertieften medialen Neuralrinne zusammen. Das gesamte Körperektoderm hat sich nicht nur verbreitert, sondern zugleich allgemein verdickt. Diese Verdickung ist wiederum am stärksten an der Übergangsstelle zwischen Extremitätenektoderm und den Körperseiten. Seitlich neben dieser Stelle sind zwei Zellen durch mehr runde und größere Kerne und kaum

Abb. 20. Stad. 48. Querschnitt durch Mitte Th. I. Zeich.ap. 1/600. Weitere Verbreitung der Körperseite. Laterale Borstenbildungszelle (*l.B*). gesondert, dorsale noch nicht. Alle Blutzellen vom Ektoderm abgelöst. Sonderungsstelle im visc. und som. Blatt weiter lateral als im Stad. 42, Abb. 18. Fortschreiten des Sonderungsvorganges kommt in der von medial nach lateral abnehmenden Höhe der Zellreihen des som. Blattes zum Ausdruck. Innerhalb der Zellreihen (*m.*) gerichtete Mitosen.

merklich dunklere Färbung, allerdings nur mit großer Mühe, zu unterscheiden. Diese Zellen werden zu Borstenbildungszellen (*B.*). Sie werden seitlich von langen gestreckten Zellen umschlossen, aus denen das Epithel des seitlichen Borstenhöckers gebildet wird. Eine entsprechende Anlage des dorsalen Borstenhöckers ist in diesem Stadium noch nicht zu erkennen.

Entoderm. Alle Zellen des entodermalen Mittelstranges, auch die seitlichen, haben sich nunmehr vollends vom Ektoderm abgelöst. Einige liegen dem Dotter an, andere sind in den Epineuralsinus eingewandert.

Mesoderm. Im Raume der Coxa hat *das somatische Blatt* viele Zellen abgegeben. Diese Zellen sind nicht irgendwie gehäuft, sondern in nebeneinander liegenden Reihen angeordnet (*m.*). Während die Reihen an

manchen Stellen durch Zwischenräume deutlich voneinander getrennt scheinen, sind die Zellen innerhalb jeder Reihe fest miteinander verbunden, so daß man den Eindruck gewinnt, als ob jede einzelne Reihe von einer einzelnen Zelle des somatischen Epithels abstammt. Zahlreiche mitotische Erscheinungen weisen auf eine lebhafte Vermehrungstätigkeit aller Zellen hin. Als Beweis dafür, daß hier die Zellteilung in Längsrichtung der Reihen erfolgt, mag neben der auf dem Schnitt sichtbaren Mitose die Beobachtung gelten, daß innerhalb der Reihen die Kernzustände benachbarter Zellen einander vielfach entsprechen. Die Zellvermehrung ist jedoch nicht nur auf die Region der Extremität beschränkt, sondern hat auch auf die seitlichen Teile des somatischen Blattes übergegriffen. Allerdings ist sie dort nicht so weit fortgeschritten, obwohl nicht weniger lebhaft wie in der medialen Region, wie die zahlreichen Mitosen auf dem Schnitt beweisen. Auch an der lateralen Übergangsstelle zwischen somatischem und visceralem Blatt vermehren sich die Zellen nach wie vor. Trotzdem wird in dieser Region der Epithelcharakter des Mesoderms gewahrt; es bleibt trotz Zellvermehrung einschichtig, in der medialen Region wird es auf Grund einer Zellvermehrung vielschichtig. Die Tatsache, daß die Vielschichtigkeit des somatischen Blattes von medial nach lateral gleichmäßig abnimmt, mag als ein Anzeichen dafür angesehen werden, daß der ihr zugrunde liegende Vorgang in der gleichen Richtung fortschreitet. Unter diesem Gesichtspunkt ist es auffallend, daß die Auflösung der Einschichtigkeit bis zu einer Stelle des somatischen Blattes erfolgt ist, die etwa gerade über der sichtbar gewordenen Anlage des seitlichen Borstenhöckers (*l.B.*) liegt. Wenn man von der beginnenden Auflockerung des Zellverbandes absieht, so bleibt das somatische Blatt auch in diesem Stadium eine durchgehende Einheit, die sich allen Formungen des Ektoderms eng anschmiegt, und in der eine räumliche Aufteilung nur insofern erfolgt ist, als eine Zellgruppe, von der auf dem Schnitt nur seitliche Teile getroffen sind, sich bereits als Anlage des ventralen Längsmuskels genauer abgrenzen läßt. Darüber hinaus bahnt die Anordnung der Zellen in Reihen eine Absonderung dorsoventraler Muskelzüge an. — Der Kanal zwischen Coelom und Epineuralsinus ist in diesem Stadium durch die Zellen (*F.*) verstopft, die *das viscerale Blatt* abgibt. Diese Zellen unterscheiden sich bereits in diesem Stadium deutlich sowohl in ihrem Gesamtcharakter als auch in allen Einzelheiten der Struktur ihrer Kerne und des Plasmas von den Zellen des somatischen Blattes, dem sie aufliegen.

I. Abdomensegment (Abb. 21). *Ektoderm.* Der Bau des Ganglions zeigt, daß das Abdomen noch nicht so weit in der Entwicklung fortgeschritten ist wie die Thoraxregion. Die Ganglienzellen haben noch keine Fasermasse ausgebildet, die Neuralrinne wird nur von Zellen des Mittelstranges umkleidet. Aus einem Vergleich mit der Abb. 21 geht hervor, daß der Seitenteil des Ektoderms stark in die Breite gewachsen

ist. Seitlich der Abdominaldrüse fällt eine Gruppe von Zellen durch starke Teilungstätigkeit und besondere Anordnung auf. Es handelt sich um Oenocyten (*Oe.*), die an dieser Stelle gesproßt werden. Borstenbildungszellen sind in diesem Stadium im ersten Abdomensegment noch nicht aufzufinden.

Alle *Entoderm*zellen sind jetzt nicht nur ihrer Lage, sondern auch ihrer Form nach als solche erkennbar, obwohl sich noch nicht alle vom Ektoderm abgelöst haben.

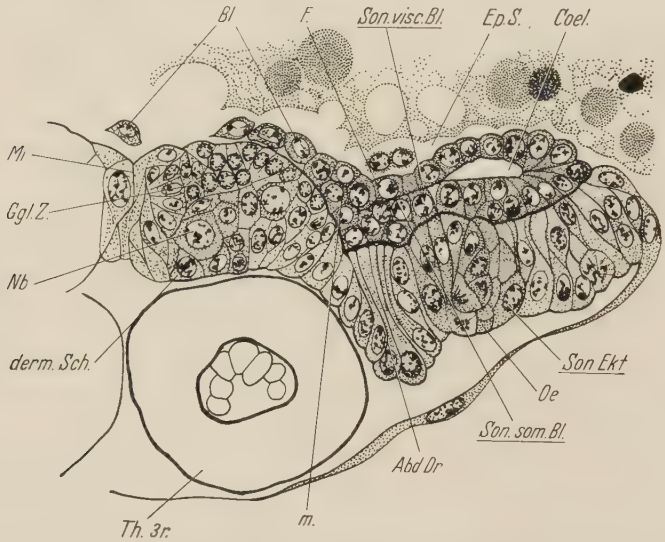


Abb. 21. Stad. 48. Querschnitt durch Mitte Abd. I. Zeich.ap. 1/600. Gegenüber Stad. 42, Abd. I. Abb. 19: alle Zellen des entodermalen Mittelstreifs differenziert, Sonderung am medialen Ende des visc. und som. Blattes im vollen Gange. Im Ektoderm Sonderung von Oenocyten, Sonderungsstelle (*Son.Ekt.*) weiter seitlich als im visc. und som. Blatt. Im Vergleich zum Th. I im gleichen Stad. Abb. 20 noch keine Borstenbildungszellen, Sonderung im visc. und som. Blatt nicht so weit lateral fortgeschritten, nicht alle Blutzellen vom Ektoderm gelöst.

Mesoderm. Im somatischen Blatt haben sich die über der Abdominaldrüse liegenden Zellen, die im vorigen Stadium stark vergrößert waren, geteilt. Das viscerale Blatt hat medial bereits einige Fettzellen abgegeben.

Stadium 54.

I. Thoraxsegment (Abb. 22). *Ektoderm.* Der abgebildete Schnitt zeigt aufs deutlichste, daß die Körperseiten sich nicht dem Chorion anschmiegen, sondern in den Dotter hineingekrümmt sind und eine ganz bestimmte Formung aufweisen, der sich alle Zellen und Zellgruppen einordnen. Von solchen Zellgruppen ist neben der Anlage des seitlichen Borstenhöckers die des dorsalen (*d.B.*) bereits zu erkennen.

Mesoderm. Das viscerale Blatt ist bis zu einer Stelle vielschichtig geworden, die über den entstandenen dorsalen Borstenbildungszellen liegt. Nur der seitlichste Teil, der zum somatischen Blatt überleitet, hat seinen Epithelcharakter bewahrt. Während das somatische Blatt im vorigen Stadium noch eine durchgehende Einheit bildete, ist es jetzt aufgeteilt in Gruppen von Zellen, in denen sich die Anlagen einzelner Muskelzüge erkennen lassen. Die Anlage des ventralen Längsmuskels (*v.m.*) liegt dem Ganglion seitlich an. Im Raume der Extremität verlaufen

Abb. 22. Stad. 54. Querschnitt durch Mitte Th. I. Zeich.ap. 1/600. Im Vergleich zum Stad. 48, Th. I, Abb. 20: Im Ektoderm Formung und Verdickung der Körperseiten, Bildung der dorsalen Borstenbildungszellen (*d.B.*), damit Sonderung im Ektoderm beendet. Im som. Blatt Ventralmuskel (*vm.*), dorsoventrale Muskeln (*dvm.*), Dorsalmuskel (*dm.*) gesondert. Im visc. Blatt Abgabe von Fettzellen fast beendet. Alle Zellschichten verbreitert, Sonderungsstellen weiter lateral, nur der lateralste Teil der Coelomepithelien ungesondert.

die Zellreihen in einer Richtung, die mit dem Verlauf einzelner Dorsoventralmuskeln (*dv.m.*) übereinstimmt. Seitlich davon hebt sich eine andere Zellgruppe ab, in der die Zellen in anderer Weise zusammengeschlossen sind als in den medial daneben gelegenen Zellgruppen. Sie liegt dem Ektoderm zwischen beiden Anlagen des Borstenhöckers an und ist danach als Anlage des dorsalen Längsmuskels (*d.m.*) anzusprechen. Jedoch ist diese Anlage offenbar noch nicht vollendet, da ihre Zellen ohne merkliche Abgrenzung in das seitliche einschichtige Epithel übergehen. Aber nicht nur die Anordnung der Zellen, sondern auch ihre histologische Struktur berechtigt, in den einzelnen Zellgruppen die Anlage bestimmter Muskeln zu sehen, denn in diesem Stadium ist z. B. in den querverlaufenden Zellzügen die Ausbildung von Fasern mit Sicherheit zu erkennen. Diese Strukturen sind auf Längsschnitten in der Anlage des ventralen Längs-

muskels noch deutlicher, in der Anlage des dorsalen Längsmuskels allerdings noch nicht einmal angedeutet.

Während die bereits gesonderten Fettzellen unter zunehmender Vergrößerung ihres Plasmakörpers sich voneinander zu lösen beginnen, bildet *das viscerale Blatt* weitere Fettzellen aus. Innerhalb des visceralen Blattes ist auf dem Schnitt jedoch eine deutliche Grenze sichtbar zwischen

Abb. 23. Stad. 54. Querschnitt durch Mitte Abd. I. Zeich.ap. 1/600. Entwicklungszustand entspricht den Verhältnissen im Stad. 48, Th. I, vgl. Abb. 21.

einer großen, stark abgerundeten Zelle und einer seitlich danebenliegenden kleineren, deren Umrisse sich in den seitlichen Zellverband des visceralen Blattes völlig einpassen. Diese Grenze ist ein Zeichen dafür, daß die Abgabe von Fettzellen unmittelbar vor ihrem Abschluß steht. An der seitlichen Übergangsstelle zwischen beiden Blättern findet weiterhin eine rege Zellvermehrung statt.

I. Abdomensegment (Abb. 23). *Ektoderm.* Der Entwicklungszustand des Ektoderms entspricht ungefähr dem, der im Stadium 48 im I. Thoraxsegment angetroffen wurde (vgl. Abb. 22). Im Ganglion hat die Ausbildung von Fasersubstanz begonnen. Die Neuralrinne wird von Zellen des ektodermalen Zwischenstückes bekleidet. Seitlich der Oenocytenanlage ist auf dem Schnitt eine Borstenbildungszelle (*l.B.*) des seitlichen Borstenhöckers zu sehen. Der dorsale Borstenhöcker ist dagegen noch nicht angelegt. Die Zellen der Abdominaldrüse haben sich umgewandelt und beginnen ein fädiges Sekret (*Sek.*) abzuscheiden.

Die Entwicklung des *Mesoderms* bietet ebenfalls ein Bild, das den 6 Stunden früher im I. Thoraxsegment aufgefundenen Verhältnissen gleicht (vgl. Abb. 22). Das somatische Blatt ist bis zu einer Stelle vielschichtig geworden, die unter den seitlichen Borstenbildungszellen liegt. In der Region über der Abdominaldrüse sind die Zellen ebenso wie an den entsprechenden Stellen im I. Thoraxsegment in Reihen angeordnet. Einzelne Zellgruppen sind noch nicht erkennbar. Das ganze somatische Blatt bildet eine durchgehende Einheit. Die vom visceralen Blatt gesproßten Fettzellen sind noch in Traubenform angeordnet.

Abb. 24. Stad. 60. Phot. 1/58. B. Dorsalansicht. Abdomenumrollung. Abd. VII und IX liegen über Abd. VI und VII. Proktodaeum und 4 Malpighische Gefäße stark pigmentiert. Kopfkapsel unter Vorderpol bereits geschlossen. — Vgl. Längsschnittschema auf Abb. 11, Stad. 66, Ventralansicht. Vgl. Abb. 3e.

Stadium 60 (Abb. 24; 3e).

I. Thoraxsegment (Abb. 25). Das *Ektoderm* ist weiter in die Breite gewachsen, jedoch so, daß die Lagebeziehung der Teile zueinander gewahrt ist.

Im *Mesoderm* ist mit der vollständigen Abgrenzung der dorsalen Muskelgruppen *das somatische Blatt* bis zur Übergangsstelle in das viscerale fast vollständig aufgelöst, denn auch die Zellen, die den seitlichen Coelomrand bilden, sind durch eine besondere Form und Anordnung ausgezeichnet. Diese Zellen lassen sich auf Grund ihrer Form und ihrer Lage als Cardioblasten (*Cbl.*) ansprechen. — Im *visceralen Blatt* hat die Abgabe von Fettzellen aufgehört. Die vorher gesproßten Fettzellen vermehren sich und erfüllen, zu einem lockeren Gewebe zusammengeschlossen, die ganze Leibeshöhle. Der restliche Teil des visceralen Blattes hat seinen Epithelcharakter noch vollständig gewahrt. Die medialsten Zellen sind flacher als diejenigen, die an die Cardioblasten angrenzen. Diese Abflachung der Zellen ist das erste Anzeichen für die beginnende Sonderung der Mitteldarmmuskelanlage (*Mdm.*)

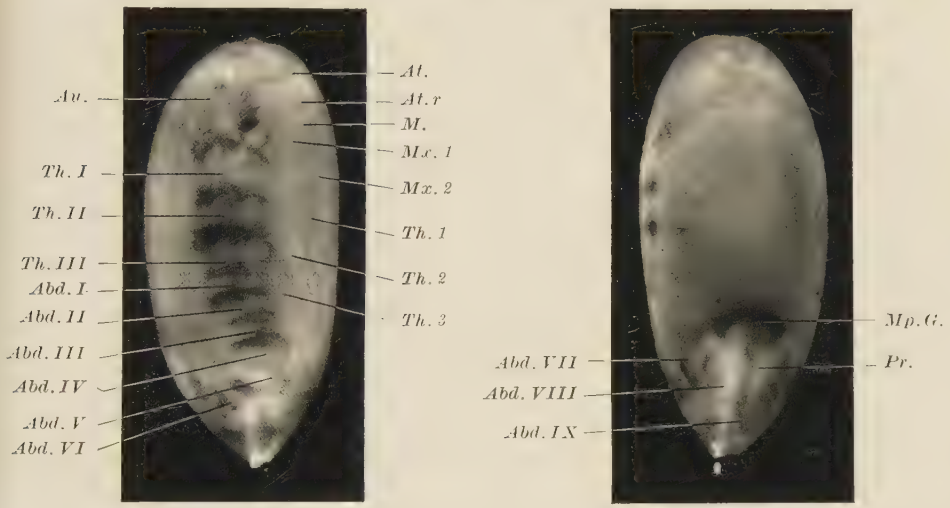
I. Abdomensegment (Abb. 26). Im *Ektoderm* ist, auf dem Schnittbild nicht sichtbar, die Ausbildung einer dorsalen Borstenzelle angedeutet. Im Ganglion ist die Sprossung von Ganglienzellen vollendet. Die Abdominaldrüse hat sich durch Zellwachstum mächtig vergrößert. Nachdem die Oenocytenknospung aufgehört hat, dringen die gesproßten Zellen in Reihen geordnet unter zunehmender Vergrößerung ins Innere des Keimes vor. Unterdessen hat auch die Ausbildung der Tracheen

Abb. 25. Stad. 60. Querschnitt durch Mitte Th. I. Zeich.ap. 1/600. Gegenüber Stad. 54, Th. I, Abb. 22: Mitteldarmmuskelzellen (*Mdm.*) und Cardioblasten (*Cbl.*) als dorsalste Differenzierungen gesondert. Damit ist die Sonderung auch im Mesoderm beendet.

Abb. 26. Stad. 60. Querschnitt durch Mitte Abd. I. Zeich.ap. 1/600. Mit der Differenzierung der dorsalen Borstenzellen (*d.B.*) ist die Sonderung im Ektoderm vollendet. Im Vergleich zu Stad. 60, Th. I, Abb. 25, hat die Sonderung von Cbl. und Mdm. begonnen. Der Entwicklungsvorsprung des Th. gegenüber dem Abd. fast ausgeglichen (vgl. auch Abb. 21 und 22).

große Fortschritte gemacht, so daß das an die Oenocyten angrenzende Zellenmaterial zu ihrem Aufbau mitverwendet wird (*Tr.*)

Im *Mesoderm* haben sich die Anlagen der Ventralmuskeln (*vm.*) vor denen der dorsoventralen (*dvm.*) und dorsalen (*dm.*) Muskelgruppen gesondert. Jedoch ist die Anlage des Dorsalmuskels seitlich noch nicht genau abzugrenzen. Ebenso wie im Thorax ist auch hier die Sprossung von Fettzellen beendet. Die Entwicklungsdifferenz zwischen Thorax



a b

Abb. 27 a, b. Stad. 78. Phot. 1/58. B. a Ventralansicht, b Dorsalansicht. Streckung der thorakalen Extremitäten, Kopfkapsel geschlossen, starke Pigmentierung des Keimstreifs, Stemmata der Augen rot pigmentiert. Umrollung des Abdomenendes auf die Ventralseite fast vollendet, die abdominale Amnionhöhle wird ausgestülpt.

und Abdomen ist in diesem Stadium fast ausgeglichen: Die Sonderung von Cardioblasten und Mitteldarmmuskeln beginnt gerade.

Stadium 78 (Abb. 27 a, b).

Im vorher besprochenen Stadium war die Sonderung des unteren Blattes nur insofern vollendet, als die Anlagen aller mesodermalen Organe sich voneinander unterscheiden ließen. Sie war jedoch nicht im Hinblick auf die räumliche Trennung dieser Anlagen vollendet, denn die Cardioblasten waren in diesem Stadium noch mit den Zellen der angrenzenden Anlagen verbunden. Eine solche Trennung ist bereits im nächsten Stadium, also 6 Stunden später, eingetreten. Jedoch ist sie dann nur auf die Thoraxsegmente beschränkt. Erst viel später, im Stadium 78, ist dieser Entwicklungszustand, der durch die *räumliche Trennung der Organanlagen des Mesoderms* gekennzeichnet ist, in *allen Segmenten erreicht*, so daß man dieses Stadium in jedem Sinne als das „Stadium der vollendeten Organsonderung" bezeichnen kann. Das entsprechende

Schnittbild (Abb. 15), das bereits zur Erläuterung der Organsonderung diente, zeigt, daß *die Anlagen des Ektoderms* auch in diesem Stadium *nicht räumlich getrennt*, sondern durch einen gleichförmigen Zellverband untereinander verbunden sind. Die räumliche Trennung der Anlagen ist also kein allgemeines Kriterium der vollendeten Organsonderung. Jedoch ist auch im Ektoderm die Sonderung in dem Sinne vollendet, daß für bestimmte Funktionen bestimmte Zellgruppen bereitgestellt sind.

Die *Sonderung der Organanlagen* ist das Ergebnis einer Entwicklung, die auf der Abb. 28 schematisch dargestellt ist und folgendermaßen gekennzeichnet sei.

Das *Ektoderm* bildet im Verlauf der *Organsonderung* eine Einheit, die sich als Ganzes unter ständigem Breitenwachstum in bestimmter Weise formt. Alle einzelnen Zellen bzw. Zellgruppen passen sich der allgemeinen Formung an.

Die einzelnen Anlagen werden dadurch sichtbar, daß ihre Zellen allmählich unterschiedliche Gestaltungstendenzen ausprägen und damit eigene Formgesetze zeigen. Innerhalb eines Segmentes treten aber nicht alle Anlagen gleichzeitig auf. Es werden *nacheinander sichtbar: die Anlagen des Ganglions, der Extremität bzw. Abdominaldrüse, der Oenocyten, der Tracheen, die des seitlichen* und schließlich *die des dorsalen Borstenhöckers. Sie entstehen in der Reihenfolge ihrer Anordnung von medial nach lateral. Im Ektoderm schreitet die Sonderung der Organanlagen von der Mitte des Keimes nach den Seiten fort.* Während das ganze Keimblatt sich verbreitert und formt, gliedern sich an schon vorhandene Anlagen neue mit eigenen Gestaltungstendenzen seitlich an, wobei ihre Lagebeziehung im jeweiligen Ganzen harmonisch ihrer endgültigen Anordnung entspricht.

Die *Organsonderung des unteren Blattes* erfolgt in ähnlicher Weise. Zuerst treten im unteren Blatt medial über den sich differenzierenden Ganglien bestimmte Gestaltungstendenzen auf, durch deren weitere Ausprägung sich ein mittlerer Teil des unteren Blattes als Entoderm gegenüber dem angrenzenden Mesoderm abhebt. Das Mesoderm bildet als Coelomauskleidung eine morphologische Einheit, in die sich die einzelnen Zellen ihrer Form nach zunächst gleichmäßig eingliedern. Diese Einheit hat durch die gleichmäßige Wölbung der Coelomblätter eine eigene Form, die zunächst nur insofern Abwandlungen erleidet, als das somatische Blatt sich allen Formungen des Ektoderms eng anschmiegt. Indem es sich aber harmonisch dazu gleichzeitig mit dessen Wachstum vergrößert, bleibt die Lage des Ganzen so gewahrt, daß der seitlichste Teil der Coelomauskleidung immer dem äußersten Ektodermrand anliegt. Dabei ist die Zellvermehrung nicht auf eine bestimmte Stelle beschränkt; jedoch scheint sie in der Gegend des seitlichen Coelomrandes besonders lebhaft zu sein. Dieser Umstand muß insofern eine Zellverschiebung zur Folge haben, als von dieser Stelle sowohl dem visceralen wie dem somatischen

Blatt Zellen zugeteilt werden. Bei diesem allgemeinen Wachstumsvorgang erfolgen die Zellteilungen so, daß der Epithelcharakter der Coelomauskleidung erhalten bleibt. Andererseits steht dem eine Auflösung des einschichtigen Zellverbandes entgegen, die sowohl im visceralen als auch im somatischen Blatt in bestimmter Richtung fortschreitet. Dieser Vorgang wird in den einzelnen Blättern in etwas verschiedener Weise sichtbar.

Im *somatischen Blatt* lassen sich folgende Phasen unterscheiden: zuerst nimmt die Größe und Höhe der Zellen zu; auf die Vergrößerung folgt eine Teilung der Zellen in bestimmter Richtung, so daß die Abkömmlinge der Zellen nicht nebeneinander, sondern übereinander zu liegen kommen; durch weitere Teilung in gleicher Richtung ordnen sich die Zellen zu Reihen bzw. zu Gruppen an. Mit zunehmender Vergrößerung der Leibeshöhle trennen sich die einzelnen Anlagen voneinander und sind damit als gesonderte Muskelanlagen zu erkennen. Das allmähliche *Fortschreiten dieser Entwicklungsphasen von medial nach lateral* läßt sich durch einen Vergleich der abgebildeten Schnitte (Abb. 20, 22, 24, 27) deutlich verfolgen. Jede Muskelgruppe nimmt aus einem bestimmten Bereich des somatischen Blattes ihren Ursprung. Danach kann man den Vorgang der Sonderung des somatischen Blattes folgendermaßen beschreiben: *Aus dem somatischen Blatt gehen Muskelgruppen* nacheinander *hervor; sie sondern sich zeitlich nacheinander in der Reihenfolge ihrer räumlichen Anordnung von medial nach lateral* bzw. von ventral nach dorsal.

Im Gegensatz zum somatischen Blatt gibt das viscerale mehreren Geweben den Ursprung. *Der mediale Teil des visceralen Blattes läßt Fettzellen, der laterale Bildungszellen der Mitteldarmmuskulatur aus sich hervorgehen.* Obwohl es nicht möglich ist, zunächst eine eindeutige Grenze zwischen beiden Teilen zu ziehen, kann man von einem prospektiven Fettzellenbereich gegenüber einem prospektiven Bereich der Mitteldarmmuskulatur reden. Innerhalb eines jeden Bereiches prägen sich spezifische Zellgestaltungstendenzen aus. Im medialen Bereich ist eine Tendenz zur Abrundung, im lateralen eine Tendenz zur Abflachung der Zellkörper das Kennzeichen der beginnenden Sonderung. Diese Tendenzen treten innerhalb jedes prospektiven Bereiches zuerst medial auf und schreiten von da nach lateral fort. Die Sonderung ist vollendet, wenn innerhalb der Bereiche an jeder Zelle spezifische Gestaltungstendenzen wahrgenommen werden können. Es ist auffallend, daß die Tendenzen zur Bildung von Mitteldarmmuskulatur erst dann sichtbar werden, wenn die Sonderung der Fettzellen vollendet ist. *Der Vorgang der Sonderung des visceralen Blattes besteht also in einer von medial nach lateral fortschreitenden Ausprägung unterschiedlicher Zellgestaltungstendenzen.*

Die *Cardioblasten* nehmen insofern eine Sonderstellung ein, als sie gerade an der Übergangsstelle zwischen visceralem und somatischem Blatt gebildet werden, so daß man sie sowohl dem einen wie dem anderen

Teil zuordnen könnte. Allein die feste morphologische Beziehung, sowohl des ausgebildeten Dorsalgefäßes als auch seiner Anlagen zum Ektoderm, macht die Cardioblasten mit den Anlagen des somatischen Blattes, die dem Ektoderm anliegen, eher vergleichbar, also mit denen des visceralen Blattes, die nicht unmittelbar mit dem Ektoderm in Berührung kommen. Für den Zeitpunkt der Sonderung der Cardioblasten ist allein ihre Lage am seitlichsten Rand des Coeloms entscheidend; denn in diesem Bereich werden unterschiedliche Zellgestaltungstendenzen erst dann ausgeprägt, wenn die prospektive Bedeutung der übrigen Mesodermteile sichtbar geworden ist. Die Cardioblasten werden ihrer Lage entsprechend als letzte mesodermale Organanlage gesondert. *Der Zeitpunkt ihrer Sonderung fügt sich also der allgemeinen raumzeitlichen Ordnung der Organentwicklung ein.*

Diese Feststellungen lassen sich in allgemeinster Form vorläufig folgendermaßen zusammenfassen: *Innerhalb jeder Segmenthälfte bildet das obere wie das untere Blatt jedes eine morphologische Einheit. Aus diesen Einheiten sondern sich einzelne Organanlagen heraus. Die ersten Anzeichen der Sonderung bestehen in einer sichtbaren Ausprägung unterschiedlicher Gestaltungstendenzen einzelner Zellen bzw. Zellgruppen. Die Sonderung der Organanlagen in diesem Sinne schreitet sowohl im Ektoderm wie in allen Teilen des unteren Blattes in der gleichen Richtung von der Mitte des Segmentes nach den Seiten fort. Innerhalb einer Segmenthälfte liegen die Orte beginnender Organsonderung in den drei Keimschichten — Ektoderm, somatisches Blatt, viscerales Blatt — jederzeit annähernd in der gleichen Sagittalebene.*

b) Sonderung der Organe in der Vorn-Hinten-Achse. Ein Vergleich *zwischen I. Thoraxsegment und I. Abdominalsegment* führt zu weiteren Feststellungen. Beide Segmente sind hinsichtlich der Anordnung der Organe homolog gebaut, sie unterscheiden sich jedoch in ihrer Konstitution. Das Abdominalsegment ist weniger breit als das erste Thoraxsegment, und einzelne Gewebe — wie z. B. Fettkörper, Dorsoventralmuskel — werden in geringerer Menge gebildet als dort. Die Reihe der ektodermalen Differenzierungen wird im Abdomen durch die Ausbildung von Abdominaldrüse und Oenocyten bereichert. Trotzdem verläuft der Vorgang der Sonderung, wie die abgebildeten Schnitte zeigen, in beiden Segmenten in gleicher Richtung. Die Verschiedenheit ihrer Konstitution ist also für die Richtung, in der die Organsonderung innerhalb eines Segmentes fortschreitet, ohne Bedeutung.

Bei der Besprechung der Schnittbilder wurde bereits hervorgehoben, daß die Organsonderung im I. Thoraxsegment früher einsetzt als im I. Abdomensegment, aber in beiden Segmenten etwa zu gleicher Zeit vollendet ist. Abb. 16 zeigte, daß die Bildung von Fettgewebe, ebenso wie die Sonderung des Ventralmuskels, im I. Thoraxsegment nach einer Entwicklungszeit von 36 Stunden eingeleitet ist. Der entsprechende Entwicklungszustand ist im I. Abdomensegment 6 Stunden später noch

nicht einmal ganz erreicht (vgl. Abb. 19). Das Intervall von 6 Stunden ist größer als das, in dem beide Segmente im Rahmen der Ordnung des Differenzierungszentrums nacheinander entstehen, denn das I. Abdomensegment wird nur $1^1/_4$ Stunde später angelegt als das I. Thoraxsegment (vgl. Abb. 8, Kurve a). Wie auf Abb. 25 und 26 zu sehen ist, sind die Cardioblasten nach einer Entwicklungszeit von 60 Stunden in beiden Segmenten gesondert. Diese Anlage war 6 Stunden vorher (vgl. Abb. 22 und 23) in keinem der beiden Segmente gebildet. Aber schon in diesem Stadium ist der Entwicklungszustand des Abdomens dem des I. Thoraxsegmentes weitgehend angeglichen. Dies ist ein Hinweis darauf, daß die Cardioblasten in beiden Segmenten fast gleichzeitig gesondert worden sind. Damit ist auch die Organsonderung in beiden Segmenten fast gleichzeitig beendet worden. Das Abdomensegment hat also für die Aufgliederung des Coelomepithels etwa 18 Stunden, das I. Thoraxsegment für den entsprechenden Entwicklungsvorgang dagegen etwa 24 Stunden gebraucht. Danach ist zu vermuten, daß auch die Sonderung der einzelnen Anlagen im I. Abdomensegment schneller erfolgt als im I. Thoraxsegment. Es ist die Frage, ob dies zutrifft und ob entsprechende Verhältnisse auch für die übrigen Abdomensegmente gelten.

Über diese Fragen gibt eine Untersuchung über den *Gesamtablauf der Organsonderung* Aufschluß. Diese Untersuchung geht von der Beobachtung aus, daß jedes Stadium der Organsonderung im I. Thoraxsegment durch gerade beginnende Formbildungen gekennzeichnet ist, die im vorhergehenden Stadium an der gleichen Stelle noch nicht nachweisbar sind. Abb. 28 stellt diese Verhältnisse an schematisierten Querschnitten dar. Schema A zeigt das Stadium 30, in dem der entodermale Mittelstreif (*en.*) sich zu sondern beginnt und die Coelomblätter gebildet, aber noch nicht differenziert sind. Demgegenüber ist Stadium 36 (Schema B) durch beginnende Sonderung von Fettgewebe (*F.*) und Ventralmuskel (*vm.*) gekennzeichnet. Im Stadium 36 treten im II. Thoraxsegment die Anlagen des Tracheensystems auf (Schema C). Im Stadium 48 sind die seitlichen Borstenbildungszellen (*l.B.*) neu gebildet (Schema D), 6 Stunden später im Stadium 54 fangen die dorsalen Borstenbildungszellen (*d.B.*) gerade an, sich zu sondern, ebenso wie die Anlage des Dorsalmuskels (*dm.*) und die Mitteldarmmuskulatur (*Mdm.*) (Schema E). Das Stadium 60 ist durch gesonderte Cardioblasten (*Cbl.*) gekennzeichnet (Schema F). Es sind also alle neu auftretenden Formbildungen in Merkmalsgruppen zusammengeschlossen, nach denen der Entwicklungszustand jedes Segmentes beurteilt werden kann. Es ist deshalb verfolgt worden, bis zu welchem Segment die Formbildungen einer Merkmalsgruppe eines bestimmten Stadiums (z. B. Stadium 36) in der an den Thorax nach hinten anschließenden Segmentreihe gerade noch nachweisbar sind. Von dem Segment ab, in dem eine der Formbildungen der Merkmalsgruppe noch nicht erkennbar war, ist die Untersuchung im nächsten Stadium (z. B.

im Stadium 42) fortgeführt worden und so fort, bis die betreffenden Merkmale im Abdomenende aufgetreten sind. Es handelt sich dabei immer

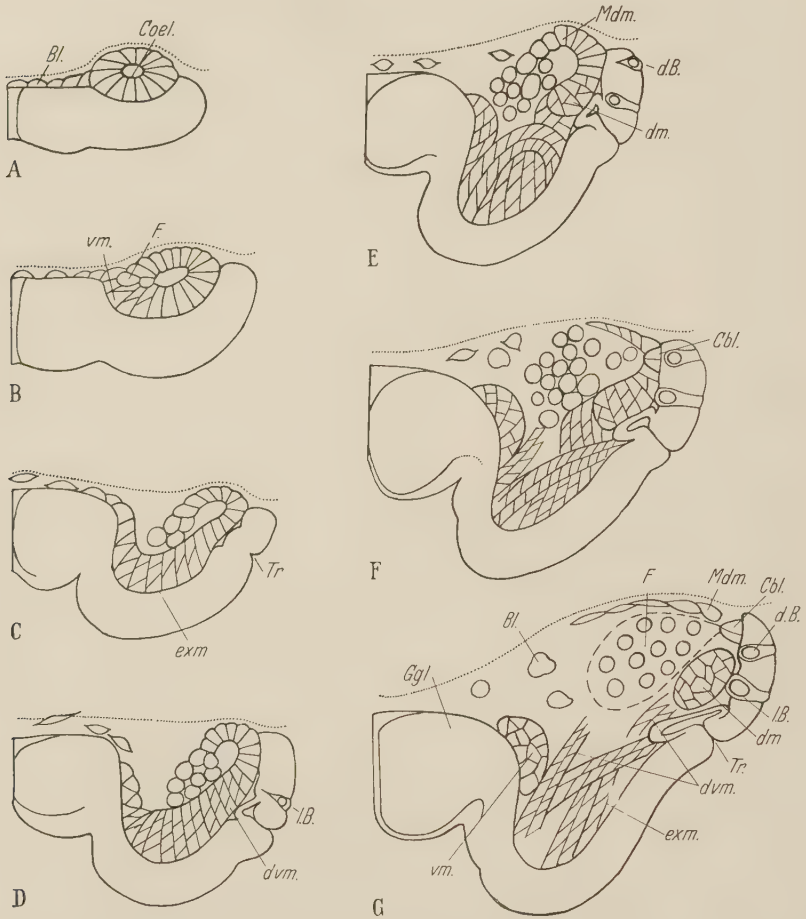


Abb. 28. Zusammenfassende Darstellung des Sonderungsverlaufes in medio-lateraler Richtung. A—G von Querschnitten durch ein Th.-Segment in den Stadien 30—78. A Stad. 30 vgl. Abb. 10, Coelom (*Coel.*), entodermaler Mittelstrang (*en.*). B Stad. 36 (vgl. Abb. 16) beginnende Sonderung von Fettgewebe (*F.*) und Ventralmuskel (*vm.*). C Stad. 42 (vgl. Abb. 18) beginnende Sonderung von Extremitätenmuskeln (*Extr.m.*) und Tracheen (*Tr.*). D Stad. 48(vgl. Abb. 20 beginnende Sonderung der dorsoventralen Muskeln (*dvm.*) und lateraler Borstenbildungszellen (*l.B.*). E Stad. 54 (vgl. Abb. 22) Sonderung von Dorsalmuskel (*dm.*) und Mitteldarmmuskulatur (*Mdm.*) und dorsalen Borstenbildungszellen (*d.B.*). F Stad. 60 (vgl. Abb. 25) beginnende Sonderung von Cardioblasten (*Cbl.*). D Stad. 78 (vgl. Abb. 14) alle Anlagen getrennt.

nur darum, eine Entscheidung zu treffen, ob in einem Segment alle Formbildungen einer Merkmalsgruppe vorhanden sind oder nicht. Dabei bleibt der Grad ihrer Ausbildung unberücksichtigt. Infolgedessen werden die qualitativen Abstufungen in der Entwicklung der einzelnen Merkmale

nicht erfaßt, so daß diese Methode den Verlauf der Organsonderung nicht unmittelbar darstellt, sondern nur ein Bild von der raumzeitlichen Verteilung der gerade entstandenen Formbildungen gibt. Aus diesem Bild lassen sich dann bestimmte Rückschlüsse auf den Gesamtverlauf der Organsonderung ziehen.

Tabelle 5 vermittelt eine Übersicht über die Ergebnisse der Einzeluntersuchungen. In den horizontalen Spalten sind die nacheinander entstehenden Formbildungen, ihrer Reihenfolge entsprechend, von oben nach unten für die einzelnen Segmente vom I. Thoraxsegment (links) bis zum letzten Abdominalsegment (rechts) eingetragen. Die Zeilen fassen alle jeweils in einem bestimmten Zeitraum im ganzen Keimstreif neu aufgetretenen Formbildungen zusammen. Diese sind durch die Abkürzungen der betreffenden Gewebe gekennzeichnet. Die Zahlen hinter den Abkürzungen geben die Anzahl der Fälle an, in denen in vier Präparaten pro Stadium die betreffende Formbildung in den einzelnen Segmenten festgestellt werden konnten. Ein Fragezeichen hinter der Zahl bedeutet unsicheren Nachweis. Die jeweils am Hinterpol des Eies liegenden Segmente konnten oft nicht untersucht werden. Die Bezeichnungen von Merkmalen, die im gleichen Zeitraum in einem Segment neu auftreten, sind in Gruppen zusammengestellt. Gleiche Gruppen verschiedener Stadien sind durch treppenartige Linienzüge verbunden.

Die verschiedenen Formbildungen treten in jedem einzelnen untersuchten Segment in der gleichen Reihenfolge nacheinander auf. *In allen echten Segmenten wiederholt sich also der Sonderungsvorgang in grundsätzlich gleicher Weise.* Deshalb ist es berechtigt, die Schemata der Abb. 28 als Normen für bestimmte Stadien der Organsonderung auf alle Segmente anzuwenden.

Der im Schema A dargestellte Zustand — gekennzeichnet durch Neubildung von Coelomhöhlen und beginnende Sonderung des entodermalen Mittelstranges — kehrt in allen Segmenten wieder. Weiter hinten liegende Segmente erreichen ihn später als weiter vorn liegende. Er durchläuft also die ganze Reihenfolge der Segmente in einer bestimmten Zeitordnung. Dieser Verlauf wird von der obersten Treppenkurve begleitet. Entsprechend markiert die darunterliegende Treppenkurve B die Wiederkehr desjenigen Grades der Organsonderung, der im Thorax nach 36 Stunden erreicht und auf der Abb. B dargestellt ist. Ebenso ist jeder der übrigen Kurven dasjenige Schema zuzuordnen, das mit dem gleichen Buchstaben wie die Kurve bezeichnet ist. Oberhalb jeder Treppenkurve ist der in dem betreffenden Schema dargestellte Grad der Organsonderung erreicht.

Die Kurve A erstreckt sich in vier Stufen über vier Zeitklassen. Die Stufen fassen jeweils 2—4 Segmente zusammen. Dagegen durchmißt die Kurve D, die das Vorhandensein später einsetzender Formbildungen anzeigt, nur drei Zeitklassen in drei Stufen, von denen jede durch den

		Th I	Th II	Th III	Abd I	Abd II	Abd III	Abd IV	Abd V	Abd VI	Abd VII	Abd VIII	Abd IX
Stad. 30	A	Coel en 4	Coel 4 en 4	Coel 4 en 4	Coel 4 en 4?	Coel 4 en 4?	Coel 2? en 4						
Stad. 36	B	F 4 vm 4	F 4 vm 4	F 4 vm 4	en 4	en 4	Coel 4 en 4	Coel 4 en 4?		Coel 2	Coel 2?		
Stad. 42	C		Tr 4	Tr 1?	F 4 vm 4	F 4 vm 4	F 4 vm 4	F 4? vm 4		Coel 4 en 4	Coel 4 en 4	Coel 1? en 4?	
Stad. 48	D	lB 4, dvm 4	lB 4, dvm 4	Tr 4 lB 4, dvm 4	Tr 4 Oe 4 lB 4, dvm 4	Tr 4 Oe 4 lB ?, dvm 4	Tr 4 Oe 4	Tr ? Oe ?			F 4 ? vm 4	Coel 4 en 4	Coel 4 en 4
Stad. 54	E	dm 4 Md m 4 dB 4	dm 4 Md m 4 dB 4	dm 4 Md m 4 dB 4	dm 4 Md m 4 dB 4	lB 4, dvm 4 dm 4 Md m 4 dB 4	lB 4, dvm 4 dm 4 Md m 4 dB 4	Tr 4, Oe 4 lB 4, dvm 4 dm 4 Md m 2 dB 3	Tr 4, Oe lB 4, dvm 2		Tr 4, Oe 4	F 4 vm 4	
Stad. 60	F	Cbl 4	Cbl 4	Cbl 4	Cbl 4	Cbl 4	Cbl 4	dm 4 Md m dB 4 Cbl 4	dm 4 Md m dB 4 Cbl 4		Cbl 4	lB 4, dvm 4 dm 4 dB 4 Cbl 4	

Tabelle 5. Tabellarische Übersicht über die raumzeitliche Verteilung gerade beginnender Differenzierungen. Erklärungen im Text (S. 675).

Raum von vier Segmenten begrenzt wird. Die letzte Kurve F, die das Vorhandensein der als letzte Organanlage gesonderten Cardioblasten anzeigt, umfaßt nur zwei Zeitklassen in zwei Stufen, von denen jede sechs Segmente enthält. Es zeigt sich also, daß früh auftretende Formbildungen (A) sich über eine größere Anzahl Zeitklassen und innerhalb einer Zeitklasse auf weniger Segmente verteilen als später einsetzende (F); d. h. die Entwicklungsvorgänge, die die ersten Organbildungen einleiten, kehren in der Segmentreihe in größeren Zeitabständen wieder als diejenigen, die zur Sonderung der letzten Organanlage, der Cardioblasten, führen, oder bildlich ausgedrückt: *Je später ein Formbildungsvorgang einsetzt, um so schneller durchläuft er die Reihe der Segmente.*

Diesem Umstand entspricht die Beobachtung, daß der Zeitraum, in dem ein Segment die aufeinanderfolgenden Stufen der Organsonderung durchläuft, in hinteren Segmenten kleiner ist als in vorderen. In den Thoraxsegmenten werden alle Organe in einem Zeitraum von 36 Stunden, im III. Abdomensegment, wie aus der Tabelle ablesbar ist, in 30 Stunden gesondert. Das letzte Abdominalsegment braucht nur 24 Stunden zur Sonderung seiner Organanlagen. Im Thoraxsegment folgen entsprechend der Norm die gekennzeichneten Entwicklungsstufen in gleichen Abständen von 6 Stunden aufeinander. Im letzten Abdomensegment sind die entsprechenden Intervalle verkürzt; es ist nur die Frage, ob sie harmonisch verkürzt, d. h. untereinander gleich sind. Die Tabelle bietet keine Möglichkeit, darüber eine Entscheidung zu treffen. Diese Tatsache muß im Hinblick auf die Regel, nach der die Formbildungsvorgänge in um so kürzeren Zeitabständen in aufeinanderfolgenden Segmenten wiederkehren, je später sie einsetzten, folgendermaßen verallgemeinert werden: *Jedes Segment des Abdomens durchläuft die aufeinanderfolgenden Stufen der Organsonderung in um so kürzeren Intervallen, je weiter hinten es liegt. Das heißt jedes Segment hat einen eigenen Entwicklungsrhythmus.*

Damit sind die Beobachtungen, die bei einem Vergleich der Entwicklung des I. Thoraxsegmentes mit der Entwicklung des I. Abdominalsegmentes hervortreten, in den Rahmen einer allgemeinen Gesetzmäßigkeit gestellt: *Die Organsonderung erfolgt in einer bestimmten raumzeitlichen Ordnung,* die in folgenden Tatsachen zum Ausdruck kommt:

1. Die Organsonderung beginnt nicht in allen Segmenten gleichzeitig, sondern setzt *vom Differenzierungszentrum aus* in aufeinanderfolgenden Segmenten zeitlich nacheinander ein.

2. *Innerhalb eines jeden Segmentes* der thorakalen und abdominalen Region schreitet die Organsonderung *von der Mitte des Segmentes nach den Seiten* fort, so daß die einzelnen Organanlagen sich zeitlich nacheinander in der Reihenfolge ihrer räumlichen Anordnung von medial nach lateral heraussondern.

3. *Die einzelnen Segmente zeigen* dabei insofern einen *unterschiedlichen Entwicklungsrhythmus*, als sie die einzelnen Stufen der Organsonderung in um so kürzeren Abständen durchlaufen, je weiter hinter sie in der Segmentreihe liegen, d. h. je kleiner sie sind.

Bei der Organdifferenzierung zeigen sich also die gleichen Gesetzmäßigkeiten, die bei der Sonderung der Keimblätter festgestellt und auf Abb. 8 dargestellt wurden. In beiden Entwicklungsabschnitten ist jederzeit sowohl ein Differenzierungsgefälle im Längsschnitt als auch ein anderes im Querschnitt des Keimes vorhanden. Das Differenzierungsgefälle des Längsschnittes ist in beiden Entwicklungsabschnitten sowohl im Ektoderm als auch im Mesoderm ausgeprägt. *Das Differenzierungsgefälle des Querschnittes kommt im ersten Entwicklungsabschnitt nur im Ektoderm und erst im zweiten auch im Mesoderm zum Ausdruck.* Auf die Bedeutung dieses entscheidenden Unterschiedes im Verhalten der Keimblätter soll in der zusammenfassenden Besprechung näher eingegangen werden.

4. Histologische Differenzierung.

Bei der Sonderung der Organanlagen bilden sich Unterschiede in den Zellformen heraus. Diese Unterschiedsgestaltungen führen allmählich zur Bildung funktionsfähiger Organe. Die ersten Verschiedenheiten, nach denen sich einzelne Zellen oder Zellgruppen unterschiedlicher Bedeutung in einem gemeinsamen Mutterboden unterscheiden lassen, betreffen meist wenige und mehr allgemeine Merkmale ihrer Gestalt, Größe und Struktur. Den Unterschieden der funktionsfähigen Strukturen lassen sich dagegen kaum Grenzen setzen. *Welcher Entwicklungszusammenhang besteht nun zwischen erster Differenzierung und vollendeter Differenzierung?*

Zur Untersuchung dieser Frage mußte die Entwicklung der einzelnen Gewebe normiert werden. Dies geschah auf folgende Weise. Der Ausbildungsgrad der verschiedenen Zellarten wurde in regelmäßigen Zeitabständen — d. h. in allen auf Abb. 11 angeführten Entwicklungsstadien — und am gleichen Ort, nämlich im ersten Thoraxsegment bzw. im ersten Abdominalsegment, untersucht. Derjenige Ausbildungsgrad einer Zellart, der deren funktionsfähigen Endzustand in dem gerade untersuchten Stadium am meisten angeglichen war, wurde als „*Differenzierungsklasse*“ festgelegt und zeichnerisch wiedergegeben. Aufeinanderfolgende Differenzierungsklassen wurden in Reihen geordnet, in denen der Entwicklungszusammenhang zwischen erster und vollendeter Differenzierung anschaulich zum Ausdruck kommt. Auf diese Weise wurden untersucht:

Die Differenzierungen des Entoderms — Blutzellen, sekundäre Vitellophagen, Mitteldarm;

die Differenzierungen des Mesoderms — quergestreifte Muskulatur, Mitteldarmmuskeln, Fettgewebe, Dorsalgefäß;

die Differenzierungen des Ektoderms — Ganglien, Abdominaldrüse, Oenocyten, Tracheen, Borstenbildungszellen, Epidermis. Im folgenden sollen einzelne Beispiele gebracht werden.

a) Differenzierung des Entoderms. Die in den Lymphräumen des Epineuralsinus flottierenden Zellen entstammen dem entodermalen Mittelstreifen des unteren Blattes. Der Mittelstreif liegt zunächst als geschlossenes Epithel der Innenfläche des Ganglions an. Dieses Epithel wird vom Dotter überdeckt. Wachstum und Abrundung der Zellen führen schon früh zu einer Auflösung des Epithelverbandes. Einzelne Zellen lösen sich vom Ektoderm los und wandern, meist spindelförmig geformt, in den entstehenden Epineuralsinus ein. Teils bewegen sie sich frei in der Lymphe zwischen Keimstreif und Dotter, teils legen sie sich dem Dotter an. Im ersten Fall werden sie zu Bildungszellen der Blutkörper, im zweiten zu sekundären Vitellophagen. Die Bildungszellen gestalten sich zu den verschiedensten Formen um. Sie lassen sich ihrer Form nach ohne weiteres in Klassen einteilen. Es ist jedoch sehr schwer, einen genetischen Zusammenhang in die Formklassen zu bringen, und zwar aus folgenden Gründen: Erstens handelt es sich um Wanderzellen, die sich oft weit vom Ort ihrer Sonderung umbilden. Zweitens sind die Formen dieser Zellen sehr veränderlich. Drittens kommen viele Formklassen derselben Zellart gleichzeitig in ein und demselben Entwicklungsstadium vor. Man ist deshalb darauf angewiesen, von Stadium zu Stadium fortschreitend, jeweils alle Blutzellen zu untersuchen und diejenigen, die der hervortretenden Entwicklungsrichtung am meisten angeglichen sind, herauszugreifen und sie den entsprechenden des vorigen Stadiums zuzuordnen. Auf diese Weise kommen Reihen von Zellformen zustande, in denen gerichtete Gestaltumwandlungen anschaulich werden, die jedoch — entsprechend der angewandten Methode — in genetischer Hinsicht sehr hypothetisch und in bezug auf den Zeitzusammenhang ungenau bleiben müssen. Jedoch genügen sie vollkommen der praktischen Absicht, jede Zelle des Embryos auch in frühen Stadien ihrem Ursprung und Alter nach bestimmen zu können.

Auf der Abb. 29 sind derartige Reihen von Formklassen zusammengestellt. In den drei ersten Reihen sind Zellformen gezeigt, die in den Lymphräumen, in der vierten solche, die im Dotter vorkommen. Jede Reihe führt zu einer typischen *Endgestalt* (Zeile 7, Stadium 78). Der erste Typus (Reihe A) ist dadurch ausgezeichnet, daß der Zellkörper keine regelmäßige Formen besitzt. Das Plasma bildet wenige, zum Teil sehr lange Plasmodien. Es ist hell, mehr weinrot als violett gefärbt und im Inneren fein granuliert. Derartige Zellen schließen sich später zu Gruppen zusammen, die vorwiegend der vorderen und mittleren Mitteldarmwand anliegen. Es sind *Lymphocyten.* Sie treten erst in späteren Stadien und dann sehr zahlreich auf.

Der zweite Typus (Reihe B) ist kenntlich an seiner abgerundeten Form, großem Kern und sehr dichtem, dunkelviolett getöntem Plasma.

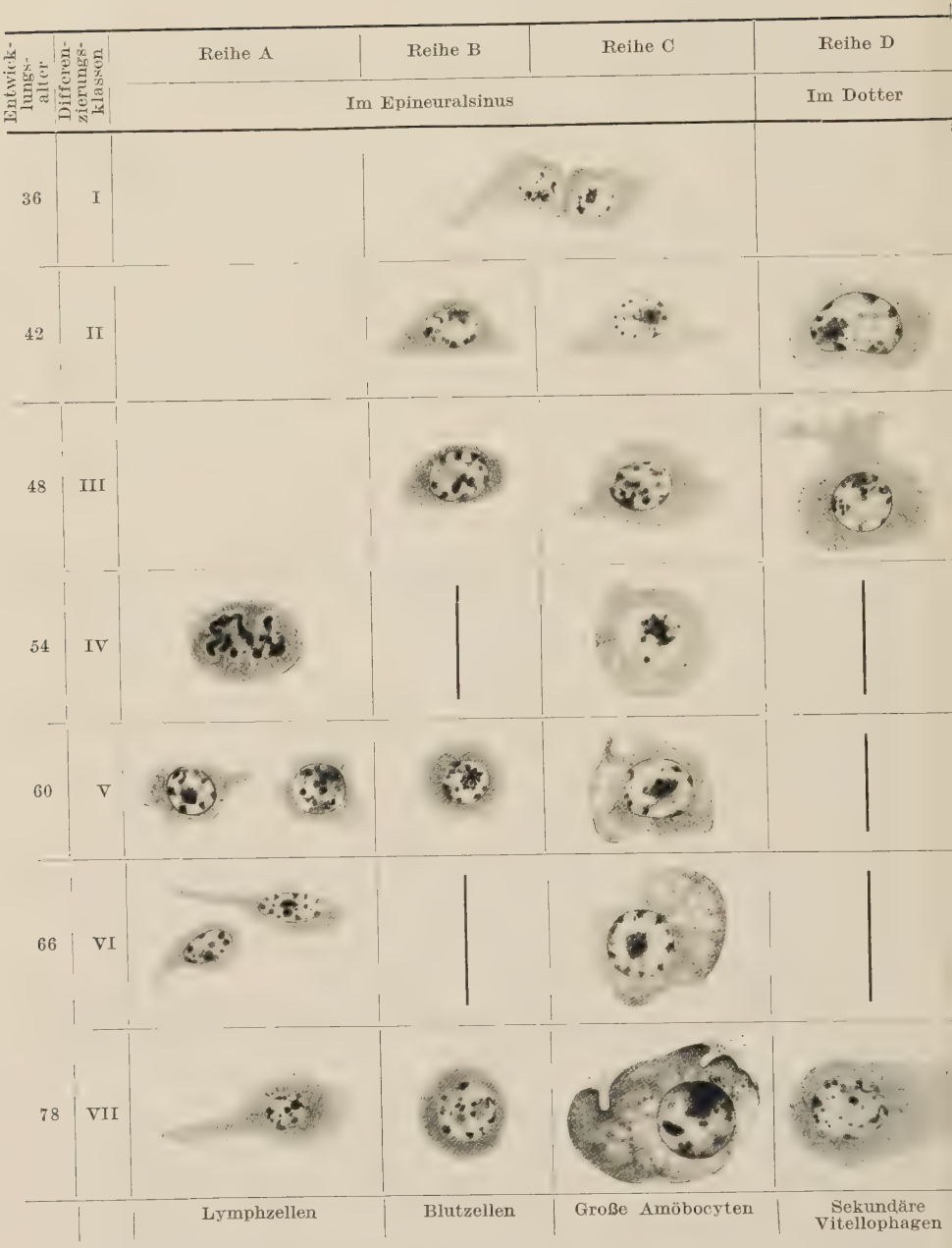


Abb. 29. Differenzierungen der Zellen des entodermalen Mittelstrangs. In den senkrechten Reihen aufeinanderfolgende Differenzierungsklassen von Lymphzellen, Blutzellen, großen Amöbocyten und sekundären Vitellophagen. Die Formreihen bringen die Gestaltwandlungen zur Anschauung, die von den Zellen des Mittelstreifs zu den verschiedenen Endformen hinführen. Zeich.ap. 1/1500.

Die Zellen dieses Typus sind *die eigentlichen Blutzellen*. Sie sind sehr *häufig*.

Der dritte Typus (Reihe C) fällt durch seine außerordentliche Größe auf. Der Zelleib ist im ganzen abgerundet, bildet jedoch einzelne sehr kleine Plasmodien. Er ist hell und ausgesprochen bläulich gefärbt und im Inneren von einem Netz dichter Plasmafäden durchzogen, die sehr dunkle Granulationen enthalten. Der Kern ist rund und im Verhältnis zum Plasmaleib klein. Die Kernflüssigkeit färbt sich dunkel, die Kernmembran schwarz. Das Chromatin ist meist in größeren Brocken zusammengeballt, die meist regelmäßiger angeordnet sind als es die abgebildete Zelle zeigt. Diese Zellen kommen in allen Körperregionen — allerdings *in sehr geringer Anzahl* — vor. Sie mögen *große Amöbocyten* genannt werden.

Der vierte Typus (Reihe D) ist gegenüber dem vorigen durch mehr geschlossene Form und durch gleichmäßig wabige Plasmastruktur ausgezeichnet. Diese Zellen liegen im Dotter. Im Unterschied zu den primären Vitellophagen haben sie einen verhältnismäßig kleinen Kern und bilden keine oder nur kleine Plasmodien. Da sie dem unteren Blatt entstammen und erst sekundär in den Dotter eindringen, können sie als *sekundäre Vitellophagen* bezeichnet werden. Sie sind in mäßiger Zahl überall, etwas häufiger im vorderen Drittel des Keimes anzutreffen.

Die Formreihen (A—D) über den beschriebenen Zelltypen veranschaulichen deren Entstehung und Herkunft. Einander entsprechende Differenzierungsklassen sind in Zeilen zusammengestellt. Die Zellen der ersten Differenzierungsklasse (Zeile 1) sind noch dem entodermalen Mittelstreif eingegliedert, die der zweiten (Zeile 2) haben sich aus dem Epithelverband bereits gelöst. Sie liegen einzeln unter der Mediane zwischen Keimstreif und Dotter. Die Zellen der folgenden Differenzierungsklassen sind bereits weiter seitlich im Epineuralsinus bzw. im Dotter anzutreffen. — Im folgenden sollen die Gestaltumwandlungen im einzelnen besprochen werden, die zu den verschiedenen Endformen hinleiten. In der zweiten Reihe prägt sich eine Tendenz zur Abrundung und Verdichtung des Plasmas aus, die zur Ausbildung der Gestalt von Blutzellen führt. Der Übergang von der zweiten zur ersten Reihe wird durch eine Figur vermittelt, die die Teilung einer unfertigen Blutzelle veranschaulicht. Die Abkömmlinge derartiger Teilungen liegen meist in Paaren zusammen und geben durch kleine Plasmodien ihren Charakter als künftige Lymphocyten zu erkennen. Übergangsformen, in denen die Aufhellung und weinrote Färbung des Plasmas bereits angedeutet worden ist, führen zur Endform. — Wenn man die Formen der dritten Reihe vergleicht, so werden zunehmende Tendenzen zur Vergrößerung, Abrundung des Plasmakörpers und zur Vakuolenbildung von oben nach unten sichtbar. Die blaue Färbung, die die großen Amöbocyten auszeichnet, ist bereits in der dritten Zelle dieser Reihe angedeutet und in

den folgenden um so stärker ausgeprägt, je näher sie der Endform liegen. Jedoch kommt diese Beobachtung auf den einfarbigen Abbildungen nicht zum Ausdruck. — Die Merkmale sekundärer Vitellophagen lassen sich oft schon im Stadium 42 an solchen Zellen erkennen, die in der Nähe des Dotterspiegels liegen. Schon 6 Stunden später wandern die ersten unter Plasmodienbildung in den Dotter ein. Sie nehmen dann bald wieder ihre ursprüngliche, geschlossene Form an und beginnen zu wachsen, anscheinend ohne sich weiter zu teilen.

Alle beschriebenen Zelltypen entstammen einem gemeinsamen Mutterboden. Die unterschiedlichen Gestaltungstendenzen scheinen erst einzusetzen, nachdem sich die Zellen aus dem Verbande des entodermalen Mittelstreifs gelöst haben. Deshalb ist es nicht möglich, die einzelnen Zelltypen auf bestimmte Teile des Mittelstreifs zurückzuführen.

Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß an allen Stellen des Keimstreifs einige Zellen, die ihrer Form nach bereits einer der erwähnten Reihen zuzuordnen wären, in den Dotter eindringen. Ob sie dort degenerieren oder die Form sekundärer Vitellophagen annehmen, darüber kann nichts mit Sicherheit ausgesagt werden. Ebensowenig läßt sich die Frage entscheiden, ob Abkömmlinge des entodermalen Mittelstreifs am Aufbau des Mitteldarms teilnehmen. Der Zusammenschluß der vorderen und hinteren Mitteldarmanlage findet erst statt, wenn die Endgestalten der abgebildeten Reihen ausgeprägt sind. Es ist zum mindesten unwahrscheinlich, daß derartig typisch geformte Zellen neue Gestaltumwandlungen in anderer Richtung noch ausführen können. Andererseits sind im Stadium der Darmbildung noch viele Abkömmlinge der Mittelstreifzellen von weniger spezifischer Gestalt anzutreffen. Zum Teil legen sich solche Zellen der Darmwand an und werden möglicherweise bei deren Aufbau mit verwendet. Allerdings sind die Zellen der Mitteldarmanlage bei beginnender Darmbildung von völlig anderer Gestalt, besonders aber viel größer als die in Frage stehenden Abkömmlinge des Mittelstreifs. — Eine Degeneration der Zellen des Mittelstreifs, wie sie bei der Entwicklung anderer Insekten gefunden wurde, kommt bei *Chrysopa* an keiner Stelle des Keimstreifs vor.

b) Differenzierungen des Mesoderms.

Fettgewebe (Abb. 30).

Spezifische Zellstrukturen sind in der Entwicklung des Fettgewebes früher und deutlicher zu erkennen als in der Entwicklung der anderen mesodermalen Gewebe. Ihre Entstehung ist beim Fettgewebe mit größerer Sicherheit zu verfolgen als dies z. B. bei den Blutzellen möglich ist, weil die Fettzellen im Gegensatz zu diesen an dem Ort, an dem sie entstehen, zunächst liegen bleiben.

Die Entwicklung des Fettgewebes ist in den *Differenzierungsklassen* der Abb. 30 veranschaulicht. Sie beginnt am medialen Ende des visceralen Blattes (F I). Dort nehmen die Zellen an Größe zu, runden sich nach außen ab und drängen sich gegenseitig aus dem einschichtigen Epithelverband heraus. Auf diese Weise beginnen sie, sich aus ihrem gemeinsamen Mutterboden zu „sondern". Nach und nach lösen sich die Zellen voneinander los (F II, F III). Damit ist ihre Sonderung beendet. Schon früh lockert sich das Plasma auf (F I, F II). Es entsteht zunächst

eine kleine Fettkugel (F II). Während diese wächst, gliedert sich ihr eine zweite (F III), dann eine dritte und vierte an (F IV). Einzelne Fettkugeln verschmelzen zu größeren, die die Zelle ausbauchen (F V). Mit zunehmender Größe werden die Zellen enger zusammengedrängt, so daß ihre Grenzen kaum noch zu erkennen sind (F VI). Später verschmelzen sie zu einem Gewebe, das von großen Fetträumen durchsetzt ist (F VII bis VIII). In den Plasmasträngen treten kleine Exkretkörnchen erst vereinzelt, dann immer zahlreicher auf (F VI—VIII). Gleichzeitig rücken die Kerne immer weiter auseinander. Die Merkmale der VIII. Differenzierungsklasse sind in der zweiten schon angedeutet. Doch früher noch als die Merkmale der endgültigen Zellstruktur sichtbar werden, fallen Veränderungen in den Kernen derjenigen Zellen des visceralen Blattes auf, die dessen medialem Ende am nächsten liegen. Die Kerne werden rund, ihr Liningerüst verschwindet, und das Chromatin ballt sich an einer Stelle des Kernes zusammen (F I, F II). Dieser Kernzustand zeichnet die präsumptiven Fettzellen so lange aus, bis Merkmale der morphologischen Endgestalt auftreten. Danach löst sich das Chromatin in eine Unmenge staubfeiner Teilchen auf (F III). Später wird es in Form kleiner Körnchen gleichmäßig im Kernraum verteilt (F IV). Die Chromatinzusammenballung ist also ein Merkmal nur der präsumptiven Fettzellen. Es ist deshalb zuverlässig, weil es immer mit der Herausbildung der endgültigen Zellmerkmale verknüpft ist und in keiner anderen Entwicklungsreihe in dieser Form wiederkehrt.

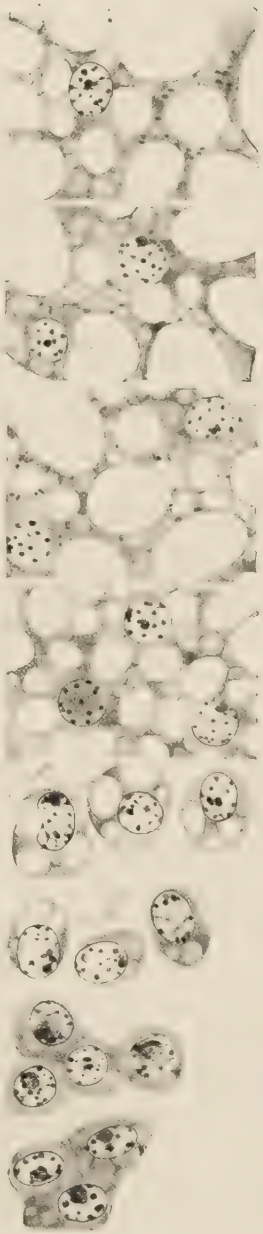


Abb. 30. Differenzierungsklassen des Fettgewebes. Die einzelnen Differenzierungsklassen (F I—X) kennzeichnen in Abständen von 6 Stunden aufeinanderfolgende Entwicklungszustände des Fettgewebes. Normierung nach dem am weitesten fortgeschrittenen Differenzierungszustand in der Mitte des Th. I. Arabische Zahlen bezeichnen die Normierungsstadien. Zeich.ap. 1/1500.

Manche der oben beschriebenen Einzelvorgänge stehen mit den folgenden in offenbarer Verbindung. Solche Zusammenhänge seien zunächst

im Hinblick auf die *Zellgestaltung*, dann im Hinblick auf die Gewebegestaltung besprochen. — Aus einer Wachstumstendenz folgt eine zunehmende Abrundung der Zellen, die zu ihrer Loslösung führt. Die steigende Fettbildung hat eine weitere Vergrößerung, dann eine Verschmelzung der Zellen zur Folge. In dem Maße, wie die Fetträume an Größe zunehmen, entfernen sich die Kerne voneinander. — Für die *Gewebegestaltung* ist folgender Zusammenhang grundlegend: Die „Sonderung" der Fettzellen schreitet im visceralen Blatt von der Mitte nach den Seiten fort. Zunächst bleiben die gesonderten Zellen mit den ungesonderten verbunden. So entsteht ein traubenförmiger Fettkörper, in dem die ältesten Zellen medial, die jüngsten dorsolateral liegen (vgl. Abb. 18, 20). Infolge Zellvermehrung und Wachstum entsteht nach und nach ein lückenloses Gewebe, in dem die oben beschriebene Zellanordnung auch nach dem Rückenschluß erhalten bleibt. Die zuletzt gesonderten Fettzellen treten mit der Herzanlage in Verbindung (vgl. Abbildung 14, pc., F).

Die präsumptiven Fettzellen sind vor ihrer Herauslösung aus ihrem gemeinsamen Mutterboden durch Chromatinzusammenballung gekennzeichnet. Bei ihrer „Sonderung" aus dem Epithelverband beginnen die endgültigen Merkmale sich allmählich herauszubilden. Insofern ist der *Vorgang der Sonderung nur eine*, besonders auffallende *Phase in den Unterschiedsgestaltungen*, die zur Ausbildung funktionsfähiger Fettzellen führen.

Muskelgewebe (Abb. 31).

Die Entwicklung der quergestreiften Muskulatur wurde sowohl an längs verlaufenden als auch an querverlaufenden Muskelgruppen verfolgt. Dadurch kamen zwei Reihen von Differenzierungsklassen zustande. Die Differenzierungsklassen der einen Reihe stellen Querschnittbilder, die der anderen Längsschnittbilder dar. Weil alle Muskelzüge sich in der gleichen Weise entwickeln, kann jede beliebige Muskelanlage entweder nach den Differenzierungsklassen der einen oder der anderen Reihe beurteilt werden, je nachdem, ob es sich um Querschnitte oder Längsschnitte handelt. Die folgende Besprechung der Entwicklung des Muskelgewebes soll an Hand der Längsschnittbilder erfolgen, die auf der Abb. 31 zusammengestellt sind. Diese Bilder sind von den Muskelzügen gewonnen worden, deren Anlagen in der Mitte der Extremitätenbasis liegen.

Die Zellen des somatischen Blattes, die unmittelbar *vor der Sonderung* stehen, zeigen bereits Strukturmerkmale, die in den zu Reihen angeordneten Muskelbildungszellen wiederkehren. Ihre Kerne enthalten viel Chromatin, das in groben und kantigen Brocken gleichmäßig verteilt ist. Das Liningerüst solcher Kerne ist besonders deutlich zu sehen. Im Plasma ist eine feine, wabige Struktur zu bemerken (Abb. 31,

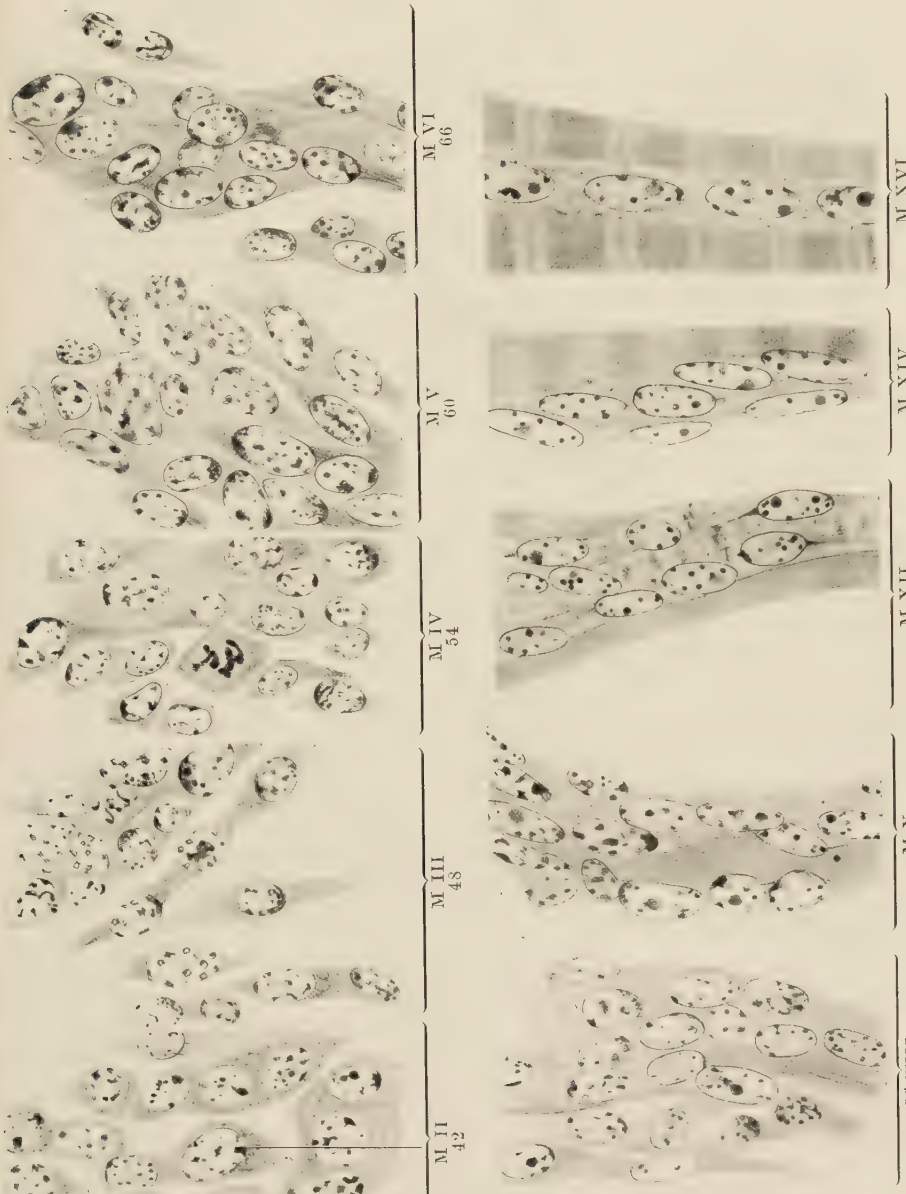


Abb. 31. Differenzierungsklassen der quergestreiften Muskulatur (M I—XVI). Längsschnitte: Zeich.ap. 1,1500. Normierung nach dorsoventralen Muskelzügen aus der Mitte des Th. L.

M II). Nachdem die *Sonderung* der Zellen erfolgt ist, verdichtet sich das Plasma, es wird homogen und färbt sich dunkelviolett. Die

gesonderten Zellen sind in Reihen geordnet (*M II*). Die einzelnen Zellen werden spindelförmig. Während ihr Plasmaleib ständig wächst, legen sich die spitzausgezogenen Enden benachbarter, gleichgerichteter Zellen aneinander (*M III*). Auf diese Weise kommt bald eine Zellverschmelzung zustande. Einzelne Zellen scheinen losgelöst von den anderen in der Lymphe zu schwimmen. Jedoch sind sie in ähnlicher Richtung wie die benachbarten Zellzüge eingestellt. Sie gliedern sich diesen bald an. Die Zellzüge verlängern sich durch *gerichtete Zellteilungen* und nehmen bald einen Verlauf, der dem der späteren Muskelgruppen entspricht. Schon früh, im Stadium 54, glaubt man an günstigen Stellen die ersten Anzeichen der beginnenden Fibrillenbildung zu bemerken. Im nächsten Stadium (M V) sind die Fibrillen bereits deutlicher zu erkennen. Mit ständig zunehmender Fibrillenbildung werden die Zellzüge geschlossener, die Kerne beginnen sich in die Länge zu strecken und abzuflachen (M VIII—XVI). Allmählich scheidet sich der plasmatische Anteil mit den Kernen von der Fibrillenmasse. Die Kerne werden noch flacher und bilden Nukleolen aus, die Chromatinkörner runden sich ab (M VIII bis XVI). Nach und nach tritt dann die Querstreifung hervor (M XII—XVI). Mit der Differenzierungsklasse M XVI ist der funktionsfähige Gestalttypus der Muskelfaser erreicht. Zu dieser Zeit kann der Embryo durch Hitzereize zu Kontraktionen der Segmente veranlaßt werden. Spontane Bewegungen erfolgen viel später, unmittelbar vor dem Schlüpfen.

In den Bildern kommt eine ununterbrochene Folge zusammenhängender Gestaltveränderungen zur Anschauung. Die Übergänge sind so fließend, daß es vielfach sehr schwer ist, eine Differenzierungsklasse gegen die benachbarte scharf abzugrenzen. Jedoch fallen die Unterschiede auf, wenn man eine Klasse mit der übernächsten vergleicht. Es ist deshalb oft nicht möglich, einen Entwicklungszustand des Muskelgewebes einer bestimmten Differenzierungsklasse zuzuordnen. Dagegen läßt sich eine Entscheidung zwischen weiter entfernten Differenzierungsklassen immer treffen.

Zusammenfassend soll folgendes hervorgehoben werden: *Die Anordnung der Muskelzüge ist 1. in gerichteten Zellteilungen, 2. Einstellung spindelförmiger Zellen in die Richtung der Zellreihen, 3. im bestimmten Verlauf der Zellzüge vorgebildet.* Mit beginnender Sonderung wird die unmittelbare Verbindung der Bildungszellen mit dem Ektoderm gelöst. Es bleibt aber durch den Zellzusammenhang in den Muskelzügen und deren inniger Verbindung an den Ansatzstellen am Ektoderm jederzeit eine *indirekte Verbindung aller Muskelzellen mit dem Ektoderm* gewahrt.

Schon *vor* ihrer *Sonderung* sind die Muskelzellen durch *Strukturmerkmale* ausgezeichnet, die zwar nicht dem funktionsfähigen Gestalttypus zukommen, aber in die Entwicklungsreihe hineingehören, die zu diesem Typus hinführt.

Entwicklung der Mitteldarmmuskulatur im Zusammenhang mit der Mitteldarmbildung.

Die Mitteldarmmuskulatur sondert sich aus dem visceralen Blatt durch allmähliche Abflachung der Zellen. Damit wird von Anfang an ein Merkmal ausgeprägt, das deren Endgestalt auszeichnet. Besondere Strukturmerkmale sind bei der Sonderung nicht erkennbar. Bei der Sonderung lösen sich die Zellen voneinander. Sie wandern dann einzeln am Dotterspiegel entlang auf die Keimmitte zu. Diese Bewegung erfolgt früher als das Erscheinen der Mitteldarmanlage. Die weitere Ausgestaltung der Zellen geschieht im Zusammenhang mit einer anderen Bewegung, die zur Umfassung des Dotters führt und gleichzeitig mit dem Rückenschluß der Körperseiten und der Ausbreitung der Mitteldarmanlage vonstatten geht. — Die Anlagen des Mitteldarmes bilden jederseits einen in der Längsrichtung durchgehenden Streifen von spindelförmigen Zellen, die der Innenfläche des Dotterspiegels anliegen. *Die dorsalen Mitteldarmzellen*, die dem Ektoderm näher liegen, sind *in der Differenzierung weiter fortgeschritten als die ventralen.* Infolgedessen ist später die dorsale Darmwand früher geschlossen und früher funktionsfähig als die ventrale. — *Die Entwicklung der Mitteldarmmuskelzellen erfolgt in genau umgekehrter Richtung.* In dieser Anlage sind die medialen Zellen, von denen die ventrale Darmwand versorgt wird, weiter differenziert als die seitlichen, aus denen die Auskleidung der dorsalen Darmwand hervorgeht. Wenn das Darmrohr vollkommen geschlossen ist, sind die Mitteldarmmuskelzellen sehr klein und sehr locker verstreut. Über den Zeitpunkt der vollendeten Ausdifferenzierung kann deshalb nichts ausgesagt werden. — Die histologische Ausgestaltung der Mitteldarmzellen ist mit der embryonalen Entwicklung nicht abgeschlossen, wie die Untersuchungen von Dunnough gezeigt haben. — *Nach dem Schlüpfen* wird der Mitteldarm größtenteils in das Abdomen abgedrängt, so daß seine *Muskelzellen gegenüber ihren Ursprungsstellen in der Längsrichtung verlagert* werden.

Cardioblasten.

Die *Entstehung* des Dorsalgefäßes *aus segmentalen Anlagen* wird darin sichtbar, daß sich die Cardioblasten in der Mitte der Segmente früher sondern als an den Segmentgrenzen. Die vollständig gesonderte Anlage des Dorsalgefäßes liegt jederseits als ein in der Längsrichtung des Keimes durchgehender Strang von Zellen der Innenfläche des äußersten Ektodermrandes an. Innerhalb dieses Stranges sind die Zellen so geordnet, daß in aufeinanderfolgenden Querschnitten entweder zwei Zellen nebeneinander breit dem Ektoderm aufliegen und eine dritte zwischen sich einschließen, oder daß eine Zelle dem Ektoderm aufliegt und zwei andere ihr seitlich anliegen. Dieser enge Zusammenschluß der Cardioblasten zu einer Gruppe bleibt bis zur Ausbildung des Dorsalgefäßes erhalten.

Besondere Strukturmerkmale, die die Cardioblasten gegenüber anderen Zellen auszeichnen, treten *erst* dann auf, *wenn* ihre *Aussonderung* als geschlossene Zellgruppe *vollzogen* ist. Alle Zellen dieser „Gruppe" sind gleichförmig gebaut. Ihrem Plasma fehlt jede wahrnehmbare Struktur, die Kerne sind groß und rund. Das Chromatin ist in wenigen sehr großen, runden Körnern verteilt. Das Plasma färbt sich im weiteren Verlauf der Entwicklung immer dunkler. An der Berührungsstelle der Cardioblasten mit dem Ektoderm tritt eine dunkle weinrote Färbung auf, die sowohl den Cardioblasten wie den Ektodermzellen zukommt. Im Verlauf der weiteren Entwicklung verbinden sich die Cardioblasten durch kontraktile Fibrillen mit den benachbarten Zellgruppen des Fettgewebes und mit den Diaphragmabildnern. *Beim Rückenschluß lösen sich die Cardioblasten vom Ektoderm ab und wandern als geschlossene Gruppe nach dorsal.* Gleichzeitig werden die einzelnen Zellen stark auseinandergezogen, behalten aber trotzdem ihre Lage zum Ektodermrand bei. Kurz *bevor die Anlagen beider Seiten zusammentreffen, formt jede Anlage ein Halbrohr aus.* Der Verschluß der Rohrhälften erfolgt unmittelbar hinterher, erst ventral, dann dorsal. Die weiteren Vorgänge führen über verschiedene Differenzierungsklassen — auf die nicht weiter eingegangen sei — zur *endgültigen Ausgestaltung der Herzanlage.* Das Dorsalgefäß ist durch kontraktile Fasern zwischen Ektoderm und Diaphragma gespannt. Die Anordnung der Kerne des Herzrohrs entspricht genau der Anordnung der Cardioblasten in den seitlichen Anlagen des Dorsalgefäßes. Das paracardiale Fettgewebe ist von zahlreichen kontraktilen Fasern durchzogen, die teils am Ektoderm, teils am Diaphragma, teils am Dorsalgefäß befestigt sind. *Im Leben ist das Dorsalgefäß nicht sichtbar, wohl aber das paracardiale Fettgewebe, das die Bewegungen des Herzens mitmacht.* Da das Fettgewebe im Laufe der Entwicklung immer dunkler wird, sind die Herzbewegungen um so besser zu sehen, je älter der Embryo ist. Noch bevor die endgültige Ausformung der ganzen Anlage erreicht ist, reagiert das Dorsalgefäß auf Hitzereize mit unrhythmischen Zuckungen. Spontane rhythmische Kontraktionen werden etwas später sichtbar, etwa 18 Stunden vor dem Schlüpfen der Larven.

Die Entwicklung der Cardioblasten zeigt, daß nicht in allen Fällen der Aussonderung von Organanlagen spezifische Strukturveränderungen in den Zellen vorangehen (wie z. B. beim Fettgewebe). Die Art, wie die Cardioblasten zusammengefügt sind, ist zugleich ein Merkmal für den endgültigen Bau des Dorsalgefäßes. Anzahl, Form und Größe der Cardioblasten erhalten sich bis zum Rückenschluß. Von da aus ist ihre weitere Entwicklung schwer zu verfolgen.

c) Differenzierungen des Ektoderms.

Die Körperwand des Embryos ist vor dem Rückenschluß ein Zylinderepithel, danach ein Plattenepithel. Aus dem Zylinderepithel sondern

sich Ganglienzellen, Drüsenzellen, Oenocyten und Bildungszellen der Tracheen und Borsten. Diese Zelldifferenzierungen werden durch präsumptive Epidermiszellen voneinander getrennt, deren sichtbare Differenzierung erst mit der Bildung des Plattenepithels beginnt. Als Beispiel für Zelldifferenzierung aus dem Zylinderepithel sei die Entwicklung der Borstenbildungszellen geschildert. Anschließend soll auf die Differenzierung der Epidermis kurz eingegangen werden.

Borstenbildungszellen (Abb. 32).

Laterale und dorsale Borstenbildungszellen stimmen in ihrer Struktur überein und unterscheiden sich nach ihrer Lage, Anordnung und Größe. Die lateralen Borstenbildungszellen entstehen in einer Ektodermverdickung unmittelbar neben dem seitlichen Rand der Extremitätenbasis. Sie liegen gruppenweise dicht beisammen. Die dorsalen Borstenbildungszellen entstehen in der Nähe des Ektodermrandes. Sie liegen vereinzelt. Die dorsalen Borstenbildungszellen werden nicht ganz so groß wie die lateralen. Beide bleiben in allen Entwicklungsstufen dem Epithel an der Stelle eingeordnet, an der sie entstehen. Die Borstenhöcker werden als Epitheleinfaltungen um die Borstenbildungszellen herum angelegt.

Die präsumptiven Borstenbildungszellen sind länger und breiter als die anderen Zellen des Ektoderms. Sie sind kenntlich an dem entsprechend größeren Kern. Plasma und Kernstrukturen zeigen zunächst keine Besonderheiten (B I). — Beide Merkmale — hervorstechende Größe von Zellkörper und Kern — führen in ihrer weiteren Ausprägung folgendermaßen zur *Endform*. Die Zelle wächst als Ganzes schneller in die Länge als das Epithel an Höhe zunimmt (B I—IX). Dabei wird der Kern in die distale Zellhälfte verlagert (B II—V). Diese wächst mehr in die Breite als die Basis der Zelle (B III—VII). So läßt sich ein proximaler Halsteil der Zelle von einem distalen Bauchteil immer deutlicher der Form nach unterscheiden. Der Halsteil bleibt auch nach Rückenschluß immer von Epithelzellen umkleidet (B IX—XI).

Der *Kern* vergrößert sich mit zunehmendem Zellwachstum. Dabei werden die Chromatinkörner immer lichter im Kernraum verteilt (B II bis V). Allmählich zeigt es Neigung, sich zusammenzuballen (B III bis VII). Schließlich liegt es in ein oder mehreren Haufen in der Mitte des Kernes konzentriert.

In allen Epithelzellen des Ektoderms ist das *Plasma* mehr oder minder gleichmäßig granuliert. In den präsumptiven Borstenbildungszellen reichern sich die Granulationen um den Kern herum an. Sie nehmen im Bauchteil der Zellen allmählich einen tiefvioletten Ton an (B V—VII). Zugleich färbt sich das Plasma zwischen den Granulae immer dunkler violett, und zwar im Halsteil der Zelle weniger als im Bauchteil. In dem Maße wie Bauch und Halsteil der Zelle sich der Form nach sondern, ordnen

sich die Granulae im Halsteil in Reihen an, die in der Längsrichtung verlaufen (B III—IX). Später scharen sich die Granulae im Bauchteil zu

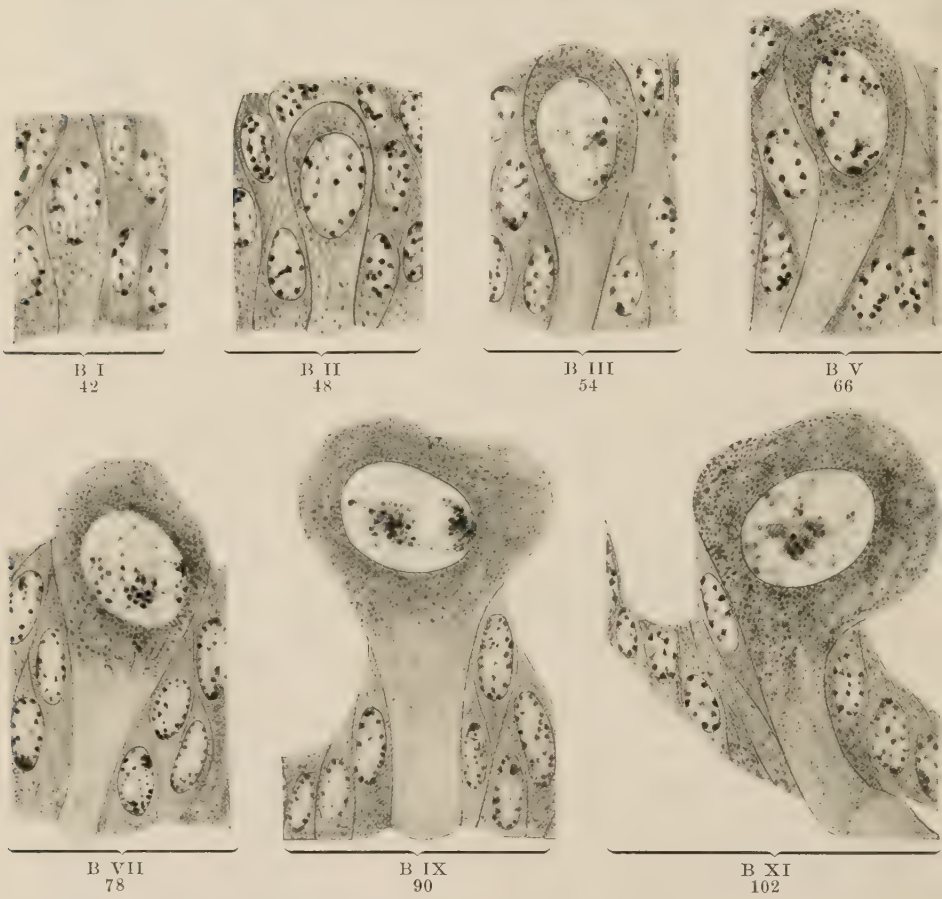


Abb. 32, Differenzierungsklassen der Borstenbildungszellen (B I—XI). Zeich.ap. 1/1500.

Klumpen und unregelmäßigen Strängen zusammen. Nach Rückenschluß beginnt die Bildung der Borsten (B XI).

Epidermis.

Das Differenzierungsgefälle des Ektodermquerschnittes ist an den präsumptiven Epidermiszellen des Zylinderepithels nicht nachweisbar. Erst mit der Bildung von Plattenepithel und Cuticula beginnt die sichtbare Differenzierung der Epidermis. Dabei kann die Abscheidung der Cuticula als Maß für den Differenzierungsgrad der Zellen dienen. Wenn man nach diesem Gesichtspunkt die dorsalsten Ektodermzellen (vgl.

Abb. 33a) mit ventrolateralen Teilen der Epidermis (Abb. 33b) unmittelbar vor Rückenschluß (Stadium 102) vergleicht, so zeigt sich, daß nur diese mit der Abscheidung der Cuticularsubstanz begonnen haben. Obwohl sich in späteren Entwicklungsstadien derartige Unterschiede nicht mehr mit Sicherheit nachweisen lassen, macht es doch diese Beobachtung wahrscheinlich, daß *auch im Zylinderepithel ein durchgehendes, ventrolaterales Differenzierungsgefälle* vorhanden ist.

5. „*Differenzierung*" *und* „*Sonderung*".

Die Ergebnisse der Untersuchungen über die Sonderung und Differenzierung der Gewebe sollen unter dem Gesichtspunkt einer Begriffsklärung besprochen werden, die entscheiden soll, was „Differenzierung"

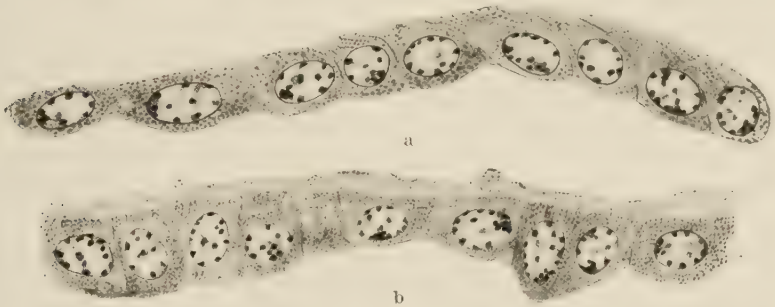


Abb. 33. Differenzierung der Epidermis, Stadium 102. Zeich.ap. 1/1500. a Dorsale Epidermis. b Laterale Epidermis. Abscheidung der Cuticula beginnt lateral.

und was „Sonderung" ist, und welche Beziehungen zwischen beiden Begriffen bestehen. Ihr geht eine Erörterung über die Zusammenhänge zwischen Funktion und Struktur voraus.

Die embryonale Entwicklung wird durch den Schlüpfakt eines handlungsfähigen Tieres abgeschlossen. Dies bedeutet, daß dabei alle Organe ihrer spezifischen Funktionen fähig sind. Ihr morphologischer Zustand ist gekennzeichnet durch die Art ihrer Einordnung in das Ganze des Tierkörpers, durch die besondere Art der Zusammenfügung ihrer Zellen zu Verbänden und durch die spezifischen Form- und Strukturmerkmale der einzelnen Zellen. *Die Entwicklung eines Organs führt zur Ausprägung eines funktionsfähigen Gestalttypus*, der durch Vollendung der histologischen Strukturen und vollkommene Funktionsfähigkeit ausgezeichnet ist.

Die Vorstellung einer durchgehenden Einheit von Funktion und Struktur, die in diesem Begriff zum Ausdruck kommt, berechtigt zu der Annahme, daß jedem Grad von spezifischer Strukturausbildung auch ein bestimmter Grad von Funktionsfähigkeit entsprechen wird. Der handlungsfähige Zustand des Tieres wird schrittweise erreicht in dem Maße, wie die einzelnen Organsysteme ihre morphologische Ausgestaltung nacheinander vollenden, und ebenso werden die einzelnen Funk-

tionen, auf denen die Handlungsfähigkeit beruht, allmählich einsetzen in dem Maße, wie die morphologischen Strukturen, an die sie gebunden sind, nach und nach herausgebildet werden.

Es handelt sich darum, die Differenzierungsvorgänge zu beurteilen, die zum funktionsfähigen Gestalttypus der einzelnen Organe hinführen. Die *Verwendbarkeit dieses Begriffes* ist davon abhängig, ob es Kriterien gibt, die mit Sicherheit angeben können, wann im Laufe der Entwicklung eines Gewebes z. B. dessen histologische Strukturen vollendet, und wann seine Funktionsfähigkeit vollkommen ist. Derartige Kriterien gibt es nicht, denn erstens ist die Feststellung, wann eine morphologische Struktur vollendet ist, d. h. sich nicht mehr verändert, ebenso abhängig von den verwendeten Methoden wie jede Feststellung über das erste Sichtbarwerden dieser Struktur, und zweites gibt es auf morphologischer Basis für den Zeitpunkt der vollkommenen Funktionsfähigkeit nur zwei Kriterien: vollendete Strukturausbildung und Handlungsfähigkeit des Tieres. Beide Kriterien versagen, wenn es sich darum handelt, frühe embryonale Entwicklungszustände zu beurteilen.

Da die Beziehungen zwischen Struktur und Funktion aber im einzelnen auf morphologischem Wege nicht prüfbar sind, so kann ein morphologischer Begriff, der zur Beschreibung des Differenzierungsvorganges geeignet sein soll, nicht von dieser Beziehung ausgehen. Darum wurde die Vorstellung vom funktionsfähigen Gestalttypus durch den *Begriff der morphologischen Endgestalt* ersetzt. Dieser Begriff enthält alle morphologischen Merkmale des funktionsfähigen Gestalttypus, soweit sie mit den verwendeten morphologischen Methoden erkannt werden können. Er läßt das physiologische Moment der Funktionsfähigkeit außer acht. Die morphologische Endgestalt eines Organes ist dann erreicht, wenn in der Reihe der aufeinanderfolgenden morphologischen Zustände (Differenzierungsklassen) keine neuen Merkmale mehr sichtbar werden.

Die Untersuchungen über die Entwicklung einzelner Organe bzw. Gewebe, hatten folgende ganz allgemeine Ergebnisse. Die Entwicklung jedes Gewebes führt von dem Sichtbarwerden kaum merklicher Strukturunterschiede über eine ununterbrochene Folge ineinander übergehender Veränderungen zur morphologischen Endgestalt des Gewebes. Jede dieser Veränderungen ist im Zusammenhang der ganzen Entwicklungsreihe gleich wesentlich wie alle anderen; darum kann jede einzelne, auch unscheinbarste Veränderung gleichermaßen als Kennzeichen einer sichtbaren Entwicklungsrichtung dienen. In diesem Sinne wurde von Tendenzen gesprochen, die nacheinander auftreten und die einzelnen Merkmale der Endgestalt erst andeuten und dann immer deutlicher ausprägen. *Die Organdifferenzierung besteht zwar in einer „sichtbaren Unterschiedsgestaltung"* (Schnetter 1935, S. 123) *von Zellen, jedoch lassen sich diese Unterschiedsgestaltungen nur dann sinnvoll erfassen,*

wenn sie in Zusammenhang mit den Endgestalten gesehen werden, auf deren Herausbildung sie ausgerichtet sind.

Wieweit man die ersten morphologischen Veränderungen, welche die prospektive Bedeutung einer Zelle anzeigen, sichtbar machen kann, ist u. a. von den verwendeten Methoden abhängig. Die ersten nachweisbaren Veränderungen betrafen fast in allen untersuchten Fällen die Besonderheiten der Feinstrukturen in Kern und Plasma und die Abwandlungen der Zellformen. Die Formänderungen sind meist deutlich erkennbar, die *Besonderheiten der Feinstrukturen* oft weniger ausgeprägt und nicht immer mit Sicherheit festzustellen. Trotzdem konnte gezeigt werden, daß in der Entwicklung fast aller untersuchten Gewebe Veränderungen der Feinstrukturen auftreten und — was besonders hervorgehoben sei — fast immer früher auftreten als die sichtbaren Abwandlungen der Zellform. Die ersten Merkmale der Feinstrukturen, die die prospektive Bedeutung einzelner Zellen anzeigen, sind *meist* nur *temporär*. Sie verschwinden im Laufe der weiteren Entwicklung (z. B. Chromatinverklumpung in den Kernen der präsumptiven Fettzellen, Abrundung der Kerne der präsumptiven Borstenbildungszellen), gehen also nicht in die Merkmale der morphologischen Endgestalt ein. *Dennoch* sind sie jeweils *spezifisch*, weil sie in allen Zellen einer bestimmten prospektiven Bedeutung auftreten, und zwar immer in einer bestimmten Form, die in keiner anderen Entwicklungsreihe wiederkehrt. Sie gehören daher jeweils in den sichtbaren Zusammenhang der betreffenden Entwicklung hinein. — *Die Abwandlungen der Zellformen* sind in allen Fällen ebenfalls spezifisch. Es handelt sich um ganz allgemeine Formmerkmale, wie Zellabrundung (Fettzellen), Streckung (Muskelbildungszellen), Abflachung (Mitteldarmmuskelzellen), polygonale Formen (Oenocyten). Diese allgemeinen Zellformungen führen in ihren weiteren Ausprägungen zur Grundform der morphologischen Endgestalt. Sie *sind* also *die ersten Merkmale der Endgestalt*, die im Laufe der Entwicklung sichtbar werden *und zugleich ihre allgemeinsten*.

Damit sind die Grundlagen für folgende *begriffliche Festlegungen* gegeben: *Organdifferenzierung im allgemeinsten Sinne* — auf die Entwicklung einer Zelle bezogen — ist der Inbegriff aller Veränderungen in Richtung auf einen funktionsfähigen Gestalttypus. Die *sichtbare Zelldifferenzierung* umfaßt den Teil jener Veränderungen, die von der Herausbildung spezifischer Merkmale der Feinstrukturen — wie die prospektive Bedeutung der Zellen anzeigen — bis zur Vollendung einer morphologischen Endgestalt führen. Im Zeitraum dieser sichtbaren Differenzierung ist *ein* Zeitpunkt als *Sonderungszeitpunkt* ausgezeichnet dadurch, daß erstmals Tendenzen zu Formveränderungen auftreten, in denen sich die allgemeinsten Merkmale der morphologischen Endgestalt ausprägen. Die Sonderung besteht in einer Aussonderung von Zellen spezifischer

Formgestaltungstendenzen aus einem morphologisch einheitlichen Mutterboden.

Im unteren Blatt ist die Sonderung mit einer Auflösung des Epithelverbandes verbunden. Im Ektoderm bleiben die gesonderten Zellen zunächst einem durchgehenden Zellverband, der eine eigene Form hat, eingeordnet.

Da der Ausprägung spezifischer Formgestaltungstendenzen in vielen Fällen sichtbare Veränderungen in den Feinstrukturen vorausgehen, schließt der Begriff der sichtbaren Zelldifferenzierung den der Sonderung in sich ein. Das, was zum Sonderungszeitpunkt als Tendenz zur spezifischen Zellformung sichtbar ist, wird im Zeitraum der histologischen Differenzierung weiter ausgeprägt und durch das Auftreten neuer Tendenzen bereichert.

Keiner von den beiden Begriffen „*Sonderung*“ *und* „*Differenzierung*“ kennzeichnet einen einheitlichen, in sich abgeschlossenen Vorgang, sondern beide sind *Ausdruck für Phasen ein und desselben Entwicklungszusammenhanges*, der bei der Bildung eines Organes zu beobachten ist. Obwohl jeder dieser Begriffe — allein genommen — nicht das Wesen dieses Zusammenhanges auszudrücken vermag, so *haben* doch beide, wenn dieser Zusammenhang gegeben ist, eine *bestimmte methodische Berechtigung*. Der Begriff der Sonderung hat seine Berechtigung darin, daß er es möglich macht, einen definierbaren Zeitpunkt aus dem fließenden Vorgang der Differenzierung herauszuheben, den Zeitpunkt, in dem erstmalig Zellformungen sichtbar werden, die in die Merkmale der morphologischen Endgestalt eingehen. Weil diese Merkmale besser und sicherer erkennbar sind als die Veränderungen der Feinstrukturen, die ihnen oft vorausgehen oder sie begleiten, so können sie auch besser zur Kennzeichnung des zeitlichen und räumlichen Verlaufes des ganzen Differenzierungsvorganges verwendet werden als jene. Der Begriff der histologischen Differenzierung ermöglicht es, den Endpunkt der sichtbaren Entwicklung zu bestimmen als den Zeitpunkt, in dem die morphologische Endgestalt erreicht ist.

Die Anwendung beider Begriffe, Sonderung und Differenzierung, kann im Hinblick auf die Entwicklung einzelner Zellen, einzelner Gewebe und Organsysteme, aber auch zur Kennzeichnung bestimmter Entwicklungsabschnitte des ganzen Keimes geschehen:

Die Differenzierungsphase einer Zelle ist der Zeitraum zwischen der sichtbaren Ausbildung temporärer Strukturmerkmale, die deren prospektive Bedeutung anzeigen, bis zur Vollendung der morphologischen Endgestalt. Die *Differenzierungsphase einer Organanlage* umfaßt das sichtbare Geschehen von der beginnenden Differenzierung der ersten Zelle ihres prospektiven Bereiches bis zur vollendeten Differenzierung der letzten. Die *Differenzierung eines Organsystems* wird mit der Differen-

zierungsphase einer ersten Organanlage im Differenzierungszentrum eingeleitet und mit der vollendeten Differenzierung seiner letzten Anlage im letzten Abdomensegment abgeschlossen. Die Organdifferenzierung des ganzen Keimes ist der Entwicklungsabschnitt, in dessen Zeitraum die Zelldifferenzierung aller Organsysteme begonnen und vollendet wird. Dieser Abschnitt umfaßt die Entwicklung von der Keimanlage bis zum handlungsfähigen Tier. *Jede Zelle, jede Organanlage, jedes Organsystem hat eine spezifische Differenzierungsphase, deren Dauer von der Lage und Größe der genannten Teile im Verhältnis zum Keimganzen bestimmt wird* [1].

In der Raumordnung hat jedes Segment, jedes Keimblatt, jeder Organbereich und jede Zelle seinen bestimmten Ort im Keimganzen. In der Zeitordnung erfolgt die Differenzierung einer bestimmten Zelle, ihrer Lage entsprechend, zu einem bestimmten Zeitpunkt in bestimmter *Form*, die für diesen Ort und diesen Zeitpunkt *typisch* ist. An einem bestimmten Ort erfolgt die Differenzierung stets *ortstypisch*. Zu einem bestimmten Zeitpunkt ist an einem bestimmten Ort die Formbildung *zeittypisch*.

VII. Besprechung der Ergebnisse.

In der vorliegenden Arbeit wurde beschrieben, wie sich die Keimblätter im *Chrysopa*-Keim bilden und segmentieren und wie sich die Organe aus ihnen differenzieren. Sowohl bei der Keimblätterbildung als auch bei der Organdifferenzierung sind die Einzelvorgänge raumzeitlich geordnet. Die Formen dieser Ordnung zeigen sich in den einzelnen Entwicklungsabschnitten folgendermaßen:

1. a) Die *Bildung der Keimblätter* und ihre Segmentierung erfolgt von einem prothorakalen Differenzierungszentrum aus nach vorn und hinten. Dem abnehmenden Alter der Segmente entspricht ein Differenzierungsgefälle im Längsschnitt der Keimanlage. b) Während die Keimblätter sich bilden, wird im Ektoderm ein Differenzierungsgefälle im Querschnitt der Keimanlage sichtbar, das von der Mitte des Keimes nach den Seiten abnimmt. 2. a) Im Entwicklungsabschnitt der *Organsonderung* entspricht dem abnehmenden Alter der Segmente ein Absinken ihrer Differenzierungsstufen. b) In jedem Segment differenzieren sich die Organe in der Reihenfolge ihrer räumlichen Anordnung von medial nach lateral nacheinander heraus. — *In beiden Entwicklungsabschnitten* ist also *sowohl ein Differenzierungsgefälle im Längsschnitt als auch ein anderes im Querschnitt des Keimes vorhanden*. Es entsteht die Frage, ob beide Erscheinungsformen wesensmäßig verschieden sind oder ob es sich nur um verschiedene Betrachtungsweisen ein und derselben Erscheinung handelt.

Die beschriebenen Entwicklungsabschnitte sind ihrem Inhalt nach folgendermaßen zu kennzeichnen: Im ersten Abschnitt bilden sich die

[1] Entsprechende Definitionen gelten für den Begriff „Sonderung".

Keimblätter durch Zelldifferenzierung aus einem ursprünglich gleichmäßigen Blastoderm. Dabei ordnen sich die Zellen in Gruppen, die den Segmenten entsprechen. Es handelt sich also um *allgemeine Zelldifferenzierungen*. Im Laufe der Organdifferenzierung sondern sich Zellen unterschiedlicher Gestaltungstendenzen aus einem morphologisch einheitlichen Mutterboden. Organsonderung ist *spezifische Zelldifferenzierung*.

Aus der Unterscheidung von allgemeiner und spezifischer Differenzierung ergeben sich *zwei Möglichkeiten, die* Beziehungen zwischen beiden *Formen der Differenzierungsordnung zu deuten:* 1. Entweder nehmen sowohl allgemeine als auch spezifische Differenzierungstendenzen unmittelbar ihren Ausgang vom Differenzierungszentrum. Das Differenzierungsgefälle des Querschnittes würde dann darauf beruhen, daß spezifische Differenzierungstendenzen in räumlichen Abständen nebeneinander und in zeitlichen Abständen nacheinander die Segmentreihe durchlaufen. 2. Oder es gehen nur die allgemeinen Differenzierungen, die zur Segmentierung führen, vom Differenzierungszentrum aus, die spezifischen Differenzierungstendenzen würden dagegen auf der Grundlage der Segmentierung von der Mitte des Keimes nach den Seiten zu fortschreiten. — Gegen die erste Deutung spricht der unterschiedliche Entwicklungsrhythmus der Segmente, für die zweite deren morphologische Selbständigkeit.

Die Vorstellung vom *unterschiedlichen Entwicklungsrhythmus der Segmente* ist der Ausdruck für folgende Tatsachen: In den einzelnen Segmenten ist das Intervall zwischen dem Sonderungszeitpunkt der medialsten und dem der lateralsten Organanlage verschieden. Es ist um so kleiner, je schmaler die Segmente sind. Entsprechend ist die Differenzierungsphase einer segmentalen Organanlage um so kleiner, je weniger breit sie ist. — Nach der zuerst genannten Deutungsmöglichkeit der Differenzierungsordnung müßten die vorstehenden Tatsachen folgendermaßen beschrieben werden: Spezifische Differenzierungstendenzen durchlaufen die Segmentreihe vom Differenzierungszentrum aus um so schneller, je später sie einsetzen. Diese Annahme könnte indessen die Beziehung zwischen Breite der Anlage und ihrer Differenzierungsdauer nicht verständlich machen. Außerdem setzt sie voraus, daß die einzelnen spezifischen Differenzierungen die Segmente in der Längsrichtung kontinuierlich durchlaufen.

Dieser Auffassung widersprechen die folgenden Tatsachen, in denen die *morphologische Selbständigkeit der Segmente* zum Ausdruck kommt: Es gibt bestimmte Organanlagen, die — wie z. B. Extremitäten, Abdominaldrüse, Tracheen, Oenocyten — auf bestimmte, meist mittlere oder hintere Teile der Segmente beschränkt bleiben, und andere, die sich über die ganze Länge der Segmente erstrecken. Von diesen wahren einige, wie z. B. das Gangliensystem, ihre Segmentierung dauernd, andere, wie z. B. die Mitteldarmmuskulatur und das Fettgewebe geben sie sekundär wieder

auf. Unabhängig davon entstehen alle durchgängigen Organsysteme aus segmentalen Anlagen, die immer in der Mitte des Segmentes einen Differenzierungshöhepunkt haben. — In Bezug auf die Organbildung ist *das Differenzierungsgefälle des Längsschnittes* durch die Segmentgrenzen *unterbrochen*, das *des Querschnittes* verläuft dagegen jederzeit *kontinuierlich*. Es ist, als ob eine Differenzierungswelle jedes Segment von der Mitte nach den Seiten durchlaufe und in den einzelnen Anlagebereichen die entsprechenden spezifischen Gestaltungstendenzen auslöse.

Die beiden Formen, in denen die Zelldifferenzierung abläuft, sind also inhaltlich verschieden. Die Segmentbildung, d. h. *allgemeine Differenzierung*, schreitet vom Differenzierungszentrum aus *nach vorn und hinten fort*. Die Organbildung, d. h. *spezielle Differenzierung*, schreitet innerhalb eines jeden Segmentes *von der Mitte nach den Seiten* fort. *Der erste Vorgang* ist *die Grundlage des zweiten*, der deshalb die Ordnung des ersten in sich schließt.

Aus diesem Zusammenhang lassen sich die morphologischen Beziehungen zwischen den Keimblättern kennzeichnen; die Segmentierung schreitet in beiden Keimblattbereichen gleichsinnig und mit gleicher Geschwindigkeit fort. Die *spezielle Differenzierung* wird dagegen *im Ektoderm* schon *vor* der Unterlagerung, *im Mesoderm* erst *nach der Unterlagerung* sichtbar. *Die Differenzierungswelle* durchläuft dabei alle Keimschichten in der gleichen Richtung und *trifft in allen Keimschichten annähernd gleichzeitig am Rand des Keimstreifs ein*. Deshalb müssen die Differenzierungsphasen der einzelnen Keimblätter in besonderer Weise aufeinander abgestimmt sein. Da ferner die Organdifferenzierung im gleichen Sinne fortschreitet wie die Keimblätter gemeinsam in die Breite wachsen und dennoch die Differenzierungswelle den Rand der Keimanlage einholt, kann die Differenzierung nicht von einem bestimmten Alter der Zellen abhängig sein. Beide Vermutungen legen die *Möglichkeit* nahe, *daß physiologische Abhängigkeitsbeziehungen zwischen den Keimblättern der Organdifferenzierung zugrunde liegen*. — Obwohl beide Keimblätter der gleichen Differenzierungsordnung unterworfen sind, ist ihr *Differenzierungsmodus verschieden*. Im Mesoderm sondern sich die Zellen unterschiedlicher Gestaltungstendenzen aus dem Epithelverband des Mutterbodens heraus, im Ektoderm bleiben sie dem Epithelverband zunächst eingeordnet. Das Ektoderm gliedert und formt sich mehr durch Faltungsvorgänge. Demgegenüber sind die Gewebe des Mesoderms weniger geschlossen, sie passen sich den räumlichen Verhältnissen ein, die unter anderem durch die Formungen des Ektoderms gegeben sind. Auch diese Umstände deuten auf physiologische Verschiedenheiten zwischen den Keimblättern.

Mit der vorstehenden Erörterung wurde versucht, die Ordnungsformen, in denen die Zelldifferenzierung in Erscheinung tritt, inhaltsgemäß zu beschreiben. Aus der Beschreibung ergeben sich *morphologische*

und physiologische Fragen nach den Gründen dieser Ordnung. — Zunächst muß mit morphologischen Methoden versucht werden, die Ordnungsformen der Zelldifferenzierung auf *eine ursprünglichere Ordnung der Eistrukturen* zurückzuführen. In entsprechender Weise wie SCHNETTER die zeitliche Ordnung der Differenzierung des Bieneneies mit der räumlichen Anordnung der Eikomponenten in Verbindung bringen konnte, muß am Ei von *Chrysopa* sowohl die Differenzierung des Längsschnittes als auch die des Querschnittes bis in die Eistrukturen zurück verfolgt werden. Erst damit würde sich ein Einblick in die Zusammenhänge zwischen beiden Formen der Differenzierungsordnung gewinnen lassen. — Experimentell prüfbare physiologische Fragestellungen ergeben sich, wenn man die Erscheinungsformen der Differenzierungsordnung als Ausdruck für entsprechend geordnete physiologische Abläufe ansieht. Dem strukturellen Gefälle könnte etwa ein *Gefälle von Potenzen* entsprechen. Derartige Zusammenhänge zwischen Struktur und Potenz hat vor allem SCHNETTER am Bienenei aufgedeckt, in dem ein physiologisches Differenzierungszentrum dem morphologischen gleichgeordnet ist. Dieser Zusammenhang bezieht sich jedoch nur auf die Differenzierung der Längsachse. Die Differenzierung des Querschnittes ist in entsprechender Weise noch nicht untersucht worden. KRAUSE konnte durch Trennungsexperimente ein Potenzgefälle im Querschnitt der Keimanlage von *Tachycines* nachweisen, jedoch sind die betreffenden Untersuchungen bisher noch nicht durch eine entsprechende strukturelle Analyse ergänzt worden. Da im *Chrysopa*-Keim die Differenzierungsordnung des Querschnittes im Ektoderm vor der Unterlagerung, im Mesoderm danach, in beiden Keimblättern aber in gleicher Weise in Erscheinung tritt, scheint es — wie oben erwähnt — möglich, daß das eine Keimblatt bei der Organbildung vom anderen abhängig ist. Aus der Analyse solcher Abhängigkeitsbeziehungen müßten sich entscheidende Einsichten in die physiologische Differenzierung des Querschnittes gewinnen lassen.

Physiologische Ergebnisse, die den geschilderten morphologischen entsprechen würden, könnten nur dann mit einiger Wahrscheinlichkeit verallgemeinert werden, wenn die Differenzierungsordnung, in deren Rahmen die Keimblätter ihre morphologischen Beziehungen entfalten, als allgemeingültig für alle Insekten erwiesen wäre. Diese Voraussetzung soll in weiteren vergleichend-morphologischen Untersuchungen geschaffen werden. Ein solcher Vergleich müßte Vertreter aller Insektenordnungen berücksichtigen und auf der Grundlage der Typenreihe erfolgen, in die KRAUSE (1939) die am besten untersuchten Insekteneier eingeordnet hat. Die entscheidenden Gesichtspunkte, auf die es hier ankommt — Differenzierung der einzelnen Zellen und raumzeitliche Zusammenordnung der Einzelvorgänge — haben in den Untersuchungen über die Organdifferenzierung der Insekten bisher nur eine untergeordnete Rolle gespielt. Deshalb lassen sich die meisten derartigen Arbeiten für die vor-

liegende Fragestellung nur bedingt verwerten. Dennoch kann bereits gesagt werden, daß *die beschriebenen Gesetzmäßigkeiten in den Grundzügen in der Entwicklung aller Insekten* wiederzukehren scheinen. Ein ausführlicher Vergleich sei einer späteren Darstellung vorbehalten.

Zusammenstellung der wesentlichsten Ergebnisse.

Die Bildung und Segmentierung der Keimblätter beruht auf allgemeiner Zelldifferenzierung des ursprünglich gleichförmigen Blastoderms. Diese Differenzierung geht von einem prothorakalen Differenzierungszentrum aus und schreitet von da nach vorn und hinten weiter. Dadurch entsteht im Längsschnitt des Keimes ein Differenzierungsgefälle, das bis in späte Stadien der Organbildung nachzuweisen ist.

Der Unterlagerungsvorgang erfolgt auf der Grundlage der Segmentierung. Er beginnt mit der Einsenkung der Mittelplatte und endet mit der Bildung der Coelomepithelien. Die Einsenkung der Mittelplatte ist auf Zelldifferenzierung zurückzuführen. Die Coelomblätter sind in einer Schichtung der Mesodermzellen vorgebildet, die nach Einsenkung der Mittelplatte unter der Mitte des Ektoderms entsteht.

Als spezielle Zelldifferenzierung beginnt die Organbildung im Ektoderm vor, im Mesoderm nach der Unterlagerung. Sie schreitet innerhalb eines jeden Segmentes und in allen Keimschichten von der Mitte des Keimes nach den Seiten fort. Am *Chrysopa*-Ei konnte diese Gesetzmäßigkeit in der Differenzierung des Querschnittes erstmalig bis in alle Einzelheiten der Zelldifferenzierung nachgewiesen werden. Es ist zu erwarten, daß sie für die Entwicklung aller Insekten typisch ist.

Schriftenverzeichnis.

Du Bois, Anne Marie: La détermination de l'ébauche embryonnaire chez Sialis lutaria L. (Megaloptera). Rev. Suisse Zool. Genève **45**, 2—90 (1938). — **Escherich, K.:** Über die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nova Acta acad. Caes. Leop. Car. **77** (1900). — **Ewest, A.:** Struktur und erste Differenzierung im Ei des Mehlkäfers *Tenebrio molitor*. Roux' Arch. **135**, H. 4, 689—751 (1937). — **Frankenberg, G. v.:** Das Ei der Florfliege. Natur u. Volk **68**, 606–612 (1938). — **Friederichs, K.:** Untersuchungen über die Entstehung der Keimblätter und Bildung des Mitteldarms bei Käfern. Nova Acta Acad. Caes. Leop. Car. **85** (1906). — **Heider, K.:** Über die Anlage der Keimblätter bei *Hydrophilus piceus* L. Abh. preuß. Akad. Wiss. Physik.-math. Kl. 1885. — **Heymons, R.:** Die Entwicklung der Cölomsäcke von *Phyllodromia (Blatta) germanica*. Verh. dtsch. zool. Ges. **1892**. — Über die Bildung der Keimblätter bei den Insekten. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **1894**. — Drei neue Arbeiten über Insektenkeimblätter. Zool. Zbl. **12** (1905). — **Korschelt, E.:** Zur Embryonalentwicklung des *Dytiscus marginalis*. Zool. Jb. Suppl. **15** (1913). — **Krause, G.:** Analyse erster Differenzierungsprozesse im Keim der Gewächshausheuschrecke durch künstlich erzeugte Doppel-, Zwillings- und Mehrfachbildungen.

Arch. Entw.mechan. **132** (1934). — Einzelbeobachtungen und typische Gesamtbilder der Entwicklung von Blastoderm und Keimanlage im Ei der Gewächshausheuschrecke *Tachycines asynamorus* Adelung. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **34**, 1 (1938). Die Ausbildung der Körpergrundgestalt im Ei der Gewächshausheuschrecke *Tachycines asynamorus*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **34**, 4 (1938). — Die Eitypen der Insekten. Biol. Zbl. **1939** (im Druck). — **McDunnough, J.:** Über den Bau des Darmes und seiner Anhänge von *Chrysopa perla* L. Arch. Naturgesch. **75**, H. 3, 313—360 (1909). — **Pariser, K.:** Beiträge zur Biologie und Morphologie der einheimischen Chrysopiden. Arch. Naturgesch. **83**, H. 11, 1—57 (1919). — **Raven, Chr.:** Zur Entwicklung der Ganglienleiste IV. Arch. Entw.mechan. **132**, 509—575 (1934). — Zur Entwicklung der Ganglienleiste V. Über die Differenzierung des Rumpfganglienleistenmaterials. Z. Zool. **134**, 122—146 (1936). — **Reith, F.:** Die Entwicklung des *Musca*-Eies nach Ausschaltung verschiedener Eibereiche. Z. Zool. **126**, 181—238 (1925). — **Schnetter, M.:** Morphologische Untersuchungen über das Differenzierungszentrum in der Embryonalentwicklung der Honigbiene. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **29**, 114—195 (1935). — Physiologische Untersuchungen über das Differenzierungszentrum in der Embryonalentwicklung der Honigbiene. Arch. Entw.mechan. **131**, 285—323 (1935). — **Seidel, F.:** Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von *Pyrrhocoris apterus* L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **1** (1924). — Untersuchungen über das Bildungsprinzip der Keimanlage im Ei der Libelle, *Platycnemis pennipes* I—V. Arch. Entw.mechan. **119** (1929). — Die Reaktionsfolge im Determinationsgeschehen des Libellenkeimes. Verh. dtsch. zool. Ges. **1931**. — Die Potenzen der Furchungskerne im Libellenei und ihre Rolle bei der Aktivierung des Bildungszentrums. Arch. Entw.mechan. **126** (1932). — Das Differenzierungszentrum im Libellenkeim I. Die dynamischen Voraussetzungen der Determination und Regulation. Arch. Entw.mechan. **131** (1934). — Der Anlageplan im Libellenkeim, zugleich eine Untersuchung über die allgemeinen Bedingungen für defekte Entwicklung und Regulation bei dotterreichen Eiern. Arch. Entw.mechan. **132** (1935). — Entwicklungsphysiologie des Insektenkeims. Verh. dtsch. Zool. Ges. **1936**. — **Smith, R. C.:** A study of the biology of the Chrysopidae. Ann. entomol. Soc. Amer. **14**, 17—25 (1921). — The biology of the Chrysopidae. Mem. Cornell Univ. agricult. exper. State **1922**, Nr 58, 1287—1372. **Stitz, H.:** *Planipennia*. Biologie der Tiere Deutschlands. Lief. 33, Teil 35, S. 67 bis 304. — **Tichomirowa, O.:** Ein Beitrag zur Entwicklung der *Chrysopa*. 8. Verhdlg. russ. Naturforsch. Petersburg 1890. — Sur l'histoire du developpement de *Chrysopa perla*. Congr. internat. Zool. Moscou 1892. — **Weber, H.:** Lehrbuch der Entomologie. Jena: Gustav Fischer 1933.

Abkürzungsverfahren.

A.

A.	Anlage,
Abd. I—IX.	Abdomensegmente,
Abd.Dr.	Abdominaldrüse,
Amn.	Amnion,
Amn.H.	Amnionhöhle,
Amn.F.	Amnionfalte,
At.	Antenne,
Au.	Auge.

B.

B.	Borstenbildungszelle,
Bo.	Borste,
Bl.	Blutzellen.

C.

Coel.	Coelom,
Coel.Rd.	Coelomrand,
Cut.	Cuticula.

D.

d.B.	dorsale Borstenbildungszelle,
d.Bh.	dorsaler Borstenhöcker,
derm.Sch.	dermatogene Schicht,
dm.	Dorsalmuskel,
Do.	Dotter,
Do.Sp.	Dotterspiegel,
dvm.	dorsoventrale Muskeln.

E.

en.	entodermaler Mittelstreif,
Ekt.Rd.	Ektodermrand,
Epid.	Epidermis,
Ep.S.	Epineuralsinus,
ex.Bl.	extraembryonales Blastoderm,
exm.	Extremitätenmuskeln,
Extr. A.	Extremitätenanlage.

F.

F.	Fettgewebe,
Fa.M.	Fasermasse.

G.

Ggl.	Ganglion,
Ggl.A.	Ganglionanlage,
Ggl.Z.	Ganglionzelle,
gr.Amoeb.	große Amoebocyten.

H.

H.	Herz,
h.Amn.F.	hintere Amnionfalte.

I.

I.	Intercalarsegment.

K.

Kö.Sei.	Körperseiten,
KL.	Kopflappen,
KM.	Kopfmesentoderm.

L.

l.	lateral,
lB.	laterale Borstenbildungszelle,
l.Bh.	lateraler Borstenhöcker.

M.

M.	Mandibel,
m.	Muskelbildungszellen,
Me.	Mesoderm,
Me.Z.	Mesentodermzelle,
Md.	Mitteldarm,
Mdm.	Mitteldarmmuskelzelle,
Mi.	Mittelstrang,
Mp.	Mittelplatte,
Mp.G.	MALPIGHIsches Gefäß,
m.Sch.	mittlere Schicht des unteren Blattes,
Mx. I—II	Maxillensegmente,
Mx $_{1-2}$	Maxillen.

N.

Nb.	Neuroblasten,
neur.Sch.	neurogene Schicht.

O.

O.	Oberlippe,
Oe.	Oenocyten,
o.Sch.	obere Schicht des unteren Blattes.

P.

pc.F.	paracardiales Fettgewebe,
Pig.	Pigment,
Pr.	Proktodaeum,
Pr.R.	Primitivrinne.

R.

Rd.	Rand.

S.

sec.V. sekundäre Vitellophagen,
Seg.BZ. Segmentbildungszone,
Sek. Sekret,
Ser. Serosa,
s.M. segmentale Mesentodermhaufen
som.Bl. somatisches Blatt,
Son.Ekt. Sonderungsstelle im Ektoderm,
Son.som.Bl. Sonderungsstelle im somatischen Blatt,
Son.visc.Bl. Sonderungsstelle im visceralen Blatt,
Sp. Seitenplatte,
St. Stomodaeum,
Sti. Stigma.

T.

Tr. Tracheen.

U.

u.Bl. unteres Blatt,
u.Sch. untere Schicht des unteren Blattes.

V.

V. Vitellophagen,
visc.Bl. viscerales Blatt.

Z.

Zw. Zwischenstreifen.

Lebenslauf.

Am 28. 1. 1909 wurde ich als Sohn des verstorbenen Dr. Hermann Bock, Oberlehrer in Leipzig, und seiner Frau Mathilde, geb. Rischmeyer, in Plauen im Vogtland geboren. Ich besuchte die Vorschule in Leipzig und anschließend die Hermann-Lietz-Schulen Ilsenburg, Haubinda und Bieberstein. Ostern 1928 bestand ich in Bieberstein die Reifeprüfung.

Nachdem ich in die Reichsförderung aufgenommen war, arbeitete ich ein Jahr als Schlepper im Bergwerk Böhlen. Im S.S. 1929 begann ich mein Studium der Fächer Zoologie, Botanik, Chemie und Philosophie in Rostock. Im W.S. 1929/30 setzte ich mein Studium in Jena fort. Das W.S. 1930/31 verbrachte ich als Hilfsassistent an der Staatlichen Biologischen Anstalt in Helgoland. Anschließend studierte ich acht Semester in Königsberg (Pr). Dieses Studium wurde 1935 durch einen einjährigen Militärdienst unterbrochen. Nach Berufung meines Lehrers, Herrn Prof. Dr. Fr. Seidel, im Oktober 1936 an die Universität Berlin, brachte ich meine Dissertation im Zoologischen Institut der Universität Berlin zum Abschluß.

Unter meinen akademischen Lehrern befanden sich die Professoren: Seidel, Koehler, Plate, Schulze, Mothes, Mez, Renner, von Guttenberg, Heyse, Goedeckemeyer, Zielstorff und Stuart. Allen diesen Herren bin ich zu großem Dank verpflichtet.

Im September 1939.

Eberhard Bock.